

# UNDERSÖKNING ÖVER EN HÄRJNING AV VIDESPINNAREN (*STILPNOTIA SALICIS* L.) I VÄSTRA UPPLAND

UNTERSUCHUNG ÜBER EINEN FRASS DES WEIDENSPINNERS (*STILPNOTIA SALICIS* L.)  
IN WEST-UPPLAND

AV

VIKTOR BUTOVITSCH

# PHOTOPERIODISMUS UND PROVENIENZ BEI DER GEMEINEN KIEFER (*PINUS SILVESTRIS* L.)

FOTOPERIODISM OCH PROVENIENS HOS TÄLLEN

AV

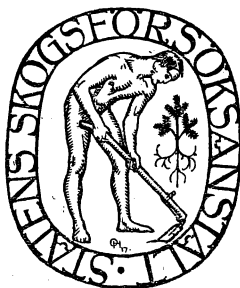
OLOF LÄNGLET

# UNDERSÖKNINGAR ÖVER TOXICITETEN EMOT RÖTSVAMPAR HOS TÄLLKÄRNVE- DENS FENOLISKA BESTÄNDSDELAR

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE TOXIZITÄT DER PHENOLISCHEN INHALTSSTOFFE DES  
KIEFERNKERNHOLZES GEGENÜBER FÄULNISPILEN

AV

ERIK RÄNNERFELT



---

MEDDELANDE FRÅN STATENS SKOGSFÖRSÖKSANSTALT  
HÄFTE 33. N:r 4, 5 och 6.

---

MEDDELANDEN  
FRÅN  
STATENS  
SKOGSFÖRSÖKSANSTALT

HÄFTE 33. 1942—43

MITTEILUNGEN AUS DER  
FORSTLICHEN VERSUCHS-  
ANSTALT SCHWEDENS

**33. HEFT**

REPORTS OF THE SWEDISH  
INSTITUTE OF EXPERIMENTAL  
FORESTRY

**NO. 33**

BULLETIN DE L'INSTITUT D'EXPÉRIMENTATION  
FORESTIÈRE DE SUÈDE

**Nº 33**



REDAKTÖR:

PROFESSOR HENRIK PETTERSON

# INNEHÅLL:

	Sid.
NÄSLUND, MANFRED: Den gamla norrländska granskogens reaktionsförmåga efter genomhuggning .....	I
Die Reaktionsfähigkeit des alten norrländischen Fichtenwaldes nach Durchhauung .....	194
PETRINI, SVEN: Boniteringstabeller och tillväxtöversikter för ek ...	213
Bonitierungs- und Ertragstafeln für schwedische Eichenbestände ...	244
PETRINI, SVEN: De internationella tallproveniensförsöken av år 1907. Den svenska försöksyteserien på Hässleby kronopark	247
Die internationalen Kiefernprovenienzversuche vom Jahre 1907 (1908).	
Die schwedische Versuchsflächenreihe im Staatspark von Hässleby	261
BUTOVITSCH, VIKTOR: Undersökning över en härjning av videspin- naren ( <i>Stilpnotia salicis</i> L.) i västra Uppland .....	267
Untersuchung über einen Frass des Weidenspinners ( <i>Stilpnotia salicis</i> L.) in West-Uppland .....	292
LANGLET, OLOF: Photoperiodismus und Provenienz bei der gemei- nen Kiefer ( <i>Pinus silvestris</i> L.) .....	295
Fotoperiodism och proveniens hos tallen .....	328
RENNERFELT, ERIK: Undersökningar över toxiciteten emot rötsvam- par hos talkärnvedens fenoliska beståndsdelar .....	331
Untersuchungen über die Toxizität der phenolischen Inhaltsstoffe des Kiefernkernelholzes gegenüber Fäulnispilzen .....	362



# PHOTOPERIODISMUS UND PROVENIENZ BEI DER GEMEINEN KIEFER (*Pinus silvestris* L.).

Für die forstliche Rassenbiologie ist es eine Aufgabe von grundlegender Bedeutung, klarzustellen, in welcher Hinsicht verschiedene Rassen und verschiedene Individuen unserer Waldbäume voneinander abweichen und worin sie übereinstimmen. Wenn es sich um Untersuchungen über eine Holzart mit so grossem Verbreitungsgebiet wie die Kiefer handelt, war es — u. a. aus geschichtlichen Gründen — ganz natürlich, erst die sogenannten Klimarassen vergleichend zu studieren, oder, besser definiert, zu untersuchen, in welchem Grade Kiefern von verschiedener geographischer Herkunft sich voneinander unterscheiden. Die Kenntnisse dieser Unterschiede sind notwendig, und zwar sowohl um die Anwendbarkeit verschiedener Rassen für die Kultur, namentlich mit Rücksicht auf zulässige Verpflanzung, beurteilen zu können, als auch für die Organisierung der Pflanzenzüchtungsarbeit.

Beim Studium dieses Problems, das gewöhnlich als die Provenienzfrage der Kiefer bezeichnet wird, hat ein Teilproblem, namentlich in Schweden, besondere Beachtung gefunden, nämlich der Zusammenhang zwischen den mit der geographischen Herkunft quantitativ variierenden Eigenschaften und den Milieuverhältnissen an den Heimatorten der betreffenden Kiefernprovenienzen. Bei diesen Studien sind auch Angaben über den Photoperiodismus der Kiefer, d. h. Einwirkung des Lichtwechsels zwischen Tag und Nacht auf die Entwicklung der Kiefernpflanzen und Jungbäume, gewonnen worden. Im folgenden werden teils bereits früher veröffentlichte Data betreffs dieses Photoperiodismus behandelt, teils neues Material über eine andere Äusserung dieses Faktors vorgelegt.

## Der Photoperiodismus und die vegetative Entwicklung.

Verschiedene Kiefernprovenienzen zeigen, wenn sie nebeneinander wachsen, gewisse charakteristische Unterschiede. Dabei zeichnen sich die nördlichen

Provenienzen im Vergleich mit den südlichen aus [ durch verhältnismässig  
 besseres Überwinterungsvermögen und  
 grössere Widerstandskraft gegen parasitische Pilze,  
 zeitiger im Frühjahr beginnendes und  
 zeitiger im Herbst abgeschlossenes Wachstum, sowie auch  
 geringeren totalen Jahreszuwachs,  
 geradere Stammform,  
 weniger zahlreiche, kürzere, schwächere Zweige,  
 kürzere, breitere, stärkere Nadeln,  
 mehr »Zucker«, »Fett« und Katalase, aber  
 weniger Wasser und Chlorophyll in den Nadeln im Herbst und Winter  
 sowie  
 mehr ausgeprägte Winterfärbung der Nadeln.

Unterschiede konnten ferner festgestellt werden inbezug auf  
 Rindenstärke,  
 das spezifische Gewicht des Holzes,  
 das bei bestimmter Nadelmenge erzeugte Holz,  
 relative Entwicklung des Wurzelsystems sowie  
 Phototropismus der Keimpflanzen.

Die Unterschiede hinsichtlich der obigen Momente können jedoch unabhängig von der mehr nördlichen oder südlichen Lage der Heimatorte auftreten. Eingehendere Übersichten über die Variabilität betreffs vorstehend angeführter und auch anderer Eigenschaften bei verschiedenen Provenienzen der Kiefer und Fichte sowie auch anderer in dieser Hinsicht untersuchten Holzarten sind von LANGLET (1936, 1938) und KALELA (1938) geliefert worden. Es handelt sich hierbei um dieselbe Art von Variabilität, die bei krautartigen Gewächsen von TURESSON (z. B. 1922 b, 1930) behandelt wurde, und die diesen Verfasser veranlasst hat, den Begriff Ökotyp (1922 a) aufzustellen.

Die Eigenschaft, die bei verschiedenen Provenienzen der Kiefer in grösstem Umfang untersucht wurde, ist der *Trockensubstanzgehalt* oder, anders ausgedrückt, der Wassergehalt der Nadeln im Herbst. Der Trockensubstanzgehalt kann in diesem Fall den physiologischen Zustand der Kiefernpflanzen während der Winterruhe charakterisieren. Der Trockensubstanzgehalt der Nadeln im Herbst hat sich als ein für die Provenienz in genannter Hinsicht bezeichnender Wert erwiesen, der mit verschiedenen anderen oben angeführten Eigenschaften im wesentlichen zusammen variiert. An Hand eines etwa 600 schwedische Provenienzen umfassenden Materials zeigte es sich, dass dieser Wert mit der *geographischen Breite und der Dauer der Vegetationsperiode* in den Heimatorten der betreffenden Provenienzen korreliert (LANGLET 1936, Kap. 6). Die Dauer der Vegetationsperiode wurde dabei als proportional

der Zahl der Tage mit mindestens  $+6^{\circ}\text{C}$  betrachtet und dieser Wert bei den Berechnungen benutzt. Dieselbe Berechnungsart kam bei einem anderen Material von 39 Provenienzen, wovon 29 schwedische, 8 norwegische, 1 aus Dänemark und 1 deutsche, zur Anwendung; diese Provenienzen wurden während einer Reihe von Jahren untersucht. Die Ergebnisse stimmten überraschend gut überein. Der beste Ausdruck für die erwähnte Korrelation erwies sich bei der letztgenannten Berechnung als

$$Y = 17,32 + 706,61 \left( \frac{1}{\text{Zahl der Tage} \geq +6^{\circ}} \right) + 0,251 \text{ (n. Breite)},$$

wo  $Y$  Trockensubstanzgehalt bedeutet. Die Zahlenwerte dieser Formel beziehen sich allerdings nur auf das vorstehend erwähnte Versuchsmaterial; da dieses aber wegen seiner Verbreitung als ziemlich repräsentativ angesehen werden darf (vgl. LANGLET 1936, Fig. 25 und 34), kann der *Tendenz* eine allgemeine Bedeutung innerhalb des fraglichen Gebiets beigemessen werden. Dies besagt, dass der Trockensubstanzgehalt der Pflanzen im Herbst — ein Ausdruck für den Grad der erreichten »Reife« — sowohl durch die geographische Breite als durch die Dauer der Vegetationsperiode an den Heimatorten der betreffenden Provenienzen bedingt wird.

Der Zusammenhang ist tatsächlich so eng, dass eine Möglichkeit für die Mitwirkung eines dritten Faktors von grösserer Bedeutung kaum bestehen kann. Die ursprüngliche Dispersion wurde nämlich auf za. 24 %, entsprechend *einem Korrelationsverhältnis von nicht weniger als 0,972*, herabgesetzt. Bei einem biologischen Material dürfte ein so hoher Wert recht selten vorkommen. Was die restliche Dispersion betrifft, so beruht sie auf verschiedene Fehlerquellen, u. a. mangelhafte Schätzung der Zahl der Tage mit mindestens  $+6^{\circ}$  wegen grosser Entfernungen von den meteorologischen Stationen, lokalklimatischen Einflüssen sowie gewissen Ungleichmässigkeiten des Materials infolge verschiedener Dichte in den Saatreihen usw. (ebd. S. 460). Aus diesem Grunde könnte eventuell durch Berücksichtigung irgendwelchen vernachlässigten Milieufaktors nur ein geringer Teil der Restdispersion ausgeschaltet werden. Andere geprüfte Milieufaktoren, wie Meereshöhe, Mitteltemperatur des wärmsten Monats, Unterschied zwischen Mitteltemperaturen des wärmsten und des kältesten Monats (als Ausdruck für die Kontinentalität) und Jahresniederschlag, scheinen in diesem Zusammenhang von keiner Bedeutung zu sein, sofern sie nicht in gleicher Richtung variieren und auf diese Weise zur Erhöhung des Einflusses der beiden wirksamen Faktoren beitragen.

Von grossem Interesse ist die bisher nicht behandelte Frage, ob die geographische Breite oder die Vegetationsperiode grösseren Einfluss ausübt. Die von mir früher mitgeteilten Angaben gestatten einen Versuch zur Schätzung der

relativen Bedeutung der beiden Faktoren für den physiologischen Zustand der Kiefernpflanzen. Nach vorgenommener Berechnung (LANGLET 1936, S. 344 und Tab. 31) kann die Dauer der Vegetationsperiode innerhalb Schwedens — mit hauptsächlicher Ausnahme der maritimen Westküste — annähernd als Funktion der geographischen Breite und der Meereshöhe betrachtet werden. In der Höhe des Meeresspiegels vermindert sich die Zahl der Tage mit mindestens  $+6^\circ$  um 5,85 Tage mit jedem weiteren Grad der nördlichen Breite. Daraus lässt sich berechnen, dass bei einer nördlichen Breite von  $60$  bzw.  $61^\circ$  die Dauer der Vegetationsperiode 163,18 bzw. 157,33 Tage beträgt. Werden diese Werte in die oben angeführte Gleichung eingesetzt, so erhält man für die Breitengrade  $60$  und  $61^\circ$  einen Trockensubstanzgehalt von 36,71 bzw. 37,12 %. Verändert sich *nur* die geographische Breite bzw. *nur* die Zahl der Tage, so erhält man eine Zunahme des Trockensubstanzgehalts im ersten Fall um 0,25, im anderen Fall um 0,16 %. Dies ist aus folgender Zusammenstellung zu ersehen:

Breitengrad:	Zahl der Tage:	Trockensubstanzgehalt:	Zunahme:
$60^\circ$	163,18	36,71 %	—
$60^\circ$	157,33	36,87 %	0,16 %
$61^\circ$	163,18	36,96 %	0,25 %
$61^\circ$	157,33	37,12 %	0,41 %

Der relative Anteil an der totalen Zunahme von 36,71 bis 37,12 % würde also für den Breitenfaktor 61 % und für den Tagezahlfaktor 39 % ausmachen.

Wenn man aus dieser Berechnung den Schluss zieht, dass der Einfluss der geographischen Breite im vorliegenden Fall anderthalbmal so gross ist wie jener der Vegetationsperiode, muss man gleichzeitig bedenken, dass der Breitenfaktor andere, auf den Trockensubstanzgehalt einwirkende Faktoren umfassen kann, deren Variation in höherem Grade der geographischen Breite als der Dauer der Vegetationsperiode folgt. Der für den Einfluss der geographischen Breite erhaltene Wert muss daher als *Maximalwert* betrachtet werden. Auch der Tagezahlfaktor kann, wie oben hervorgehoben, gleichzeitig ein Ausdruck für andere in gleicher Weise variierende Einflüsse sein.

In diesem Zusammenhang kann betont werden, dass Skandinavien ein verhältnismässig geeignetes Gebiet zur Anschaffung solcher Provenienzen darstellt, für welche die relative Bedeutung der geographischen Breite und der Dauer der Vegetationsperiode sich untersuchen lässt. Die Thermoisochronen verlaufen nämlich in recht grossem Umfang nicht parallel mit den Breitengraden. Als Beispiel eines für solche Studien weniger geeigneten Gebiets kann Russland dienen (RUBINSTEIN 1924, vgl. LANGLET 1935, Fig. 8), wo die Breitengrade, Thermoisochronen und die nördlichen Grenzen vieler Holzarten im wesentlichen gleichartig verlaufen.



**Der Einfluss der Dauer der Vegetationsperiode** — charakterisiert durch die Zahl der Tage pro Jahr mit Tagesmitteltemperatur von mindestens  $+ 6^{\circ}$  — dürfte in der endogenen, d. h. durch innere Ursachen bedingten Jahresperiodizität der Kiefernpflanzen zu suchen sein, die mit dem Rhythmus der Jahreszeiten an den Heimatorten harmoniert. Diese Übereinstimmung in bezug auf den Jahresrhythmus, die eine Folge der natürlichen Auslese sein dürfte, kennzeichnet sich bei Verpflanzung der Pflanze in ein fremdes Klima durch mehr oder weniger hartnäckiges Festhalten an der Jahresperiodizität des Heimatortes. Nördliche Provenienzen, die südwärts verpflanzt werden, schliessen deshalb ihr Wachstum auffallend zeitig ab, während anderseits südliche, nordwärts verpflanzte Provenienzen ihr Wachstum bis spät in den Herbst hinein fortsetzen, bzw. damit überhaupt nicht in der für die Überwinterung erforderlichen Weise — gekennzeichnet durch Zunahme des Trockensubstanzgehalts, Fig. 1 (vgl. auch BÜNNING 1939, S. 33—35 sowie Fig. 29 und 30) — fertig werden. Ein mitwirkender Faktor hierbei ist die mangelhafte Übereinstimmung im Tagesrhythmus, worauf ich gleich näher zurückkommen werde.

Der Dauer der Vegetationsperiode muss jedoch auch *an und für sich* eine Bedeutung für die vegetative Entwicklung der Pflanzen beigemessen werden, was nicht nur aus der oben angeführten Berechnung hervorgeht, sondern auch aus der Tatsache, dass Unterschiede zwischen Provenienzen von ungefähr gleicher geographischer Breite, aber aus Zonen mit verschiedenem Temperaturklima festgestellt werden können. Verschiedene Beispiele hierfür sind in der Literatur zu finden, man vergleiche z. B. die Angaben für die Provenienzen Svanöy und Gloppen im norwegischen Vestlandet sowie Torp und Njurunda in Medelpad mit Tolga im Dovremassiv (LANGLET 1936, Tab. 32 und Fig. 34), oder die Angaben bezüglich der Periodizität und des Wachstums der schweizerischen Kiefernprovenienzen von verschiedenen Höhenlagen (LANGLET 1938, Tab. 2 und 9 nach BURGER 1926 bzw. 1931). Auch bezüglich der Provenienzen anderer untersuchten Holzarten ist das gleiche der Fall, so z. B. bei *Pinus contorta* (LANGLET 1938, S. 126—127), *P. ponderosa* (ebd. Fig. 24 aus AUSTIN 1933), *Picea excelsa* (ebd. Tab. 21 nach FLURY 1927, Tab. 24 nach BURGER 1937, Tab. 27 teilweise nach SCHMIDT 1930, sowie Tab. 28 nach ENGLER 1913 b), *Pseudotsuga* (ebd. Tab. 31 nach KANZOW 1937 und Tab. 32), *Larix europaea* (ebd. Tab. 34 nach CIESLAR 1899), *Fagus silvatica* (ebd. Fig. 38 und 39). In den angeführten Fällen konnten Unterschiede zwischen Provenienzen von Orten mit verschiedenem Temperaturklima in mehrfacher Hinsicht nachgewiesen werden. Die Heimatorte dieser Provenienzen sind so gelegen, dass Unterschiede rücksichtlich der geographischen Breite praktisch nicht vorhanden sind, oder dass sie jedenfalls nicht mit den Temperaturunterschieden im gleichen Sinne variieren. Letzteres gilt für *Pinus contorta*. Der Dauer der Vege-

tationsperiode sowie etwaigen mit ihr zusammen variierenden anderen Milieufaktoren (ausser jenen, die durch die geographische Breite bedingt sind) ist mithin in diesen Fällen eine ausschlaggebende Bedeutung zuzuerkennen.

Die **geographische Breite** übt indessen einen Einfluss aus, der noch grösser als jener der Vegetationsperiode sein dürfte. Dagegen ist es nicht ebenso klar, worauf dieser Einfluss beruht. In Schweden sind die Verhältnisse derart, dass das Temperaturklima in weitem Umfang dem Breitengrad parallel variiert. Dies gilt nicht nur für den Wärmegrad, sondern in gewissem Grade auch für den Klimatyp selbst. Dieser nimmt nach Norden hin im wesentlichen ein mehr kontinentales Gepräge an, mit sowohl grösserer Amplitude zwischen Sommer und Winter (vgl. LANGLET 1936, Fig. 28) als auch rascheren und mehr definitiven Übergängen zwischen Winterkälte und Sommerwärme. Irgendwelche Versuche, entsprechend den obenerwähnten, die die Einwirkung der geographischen Breite unter identischen Temperaturverhältnissen veranschaulichen könnten, liegen nicht vor; es handelt sich natürlich nicht *allein* um die *Dauer* der Vegetationsperiode, sondern auch um eine gewisse, dieser annähernd proportionale Sommertemperatur. Es dürfte auch fast ausgeschlossen sein, zwei Orte mit grösserem Breitengradunterschied und zugleich übereinstimmendem Temperaturklima zu finden.

In früheren Arbeiten habe ich recht konsequent nur die Einwirkung der geographischen Breite hervorgehoben, ohne — in Ermangelung experimenteller Untersuchungen — die Frage zu erörtern, *auf welche Weise* sie für die Pflanzen von Bedeutung sein kann. Abgesehen von den Beziehungen zwischen dem Breitengrad und den Temperaturverhältnissen, ist es ja vor allem die *Belichtung*, die man in diesem Zusammenhang in Betracht ziehen muss. Besonders die Länge des Tages und der Nacht ist praktisch eine Funktion *lediglich* der geographischen Breite. Soweit diese einen Einfluss ausübt, der in dem Temperaturfaktor nicht zum Ausdruck kommt, liegt es unstreitig nahe, diesen Einfluss in den Variationen der Tagesdauer zu suchen. Aus diesem Grunde hob ich auch (1934 b) die *Tageslänge* als eine Funktion der geographischen Breite hervor, wodurch diese sich physiologisch auswirken kann. Bezüglich »der Einwirkung des Breitengrades, welcher, wie es sich gezeigt hat, in Verbindung mit der Dauer der Vegetationsperiode in Zusammenhang mit der physiologischen Variabilität der Kiefer steht«, betonte ich, dass »es durchaus anzunehmen ist, dass die nördlichen Provenienzen mehr oder weniger an eine längere Belichtungszeit im Sommer gewöhnt, also Langtagpflanzen sind«, eine Äusserung, die sich in gleichem Masse auf Provenienzen von Kiefer und von Fichte bezieht (1938, S. 154). Die Bedeutung der veränderten Tageslänge für das Auftreten von Entwicklungsstörungen nach der Verpflanzung an einen fremden Standort ist ferner von BÜNNING (1939) hervorgehoben und von SYLVÉN

(1940) stark unterstrichen worden. Letzterer scheint der Tageslänge allein alle Bedeutung zuerkennen zu wollen, jedenfalls hinsichtlich des Längenwachstums verschiedener Provenienzen nach Überführung auf einen anderen Breitengrad.

Die durch die geographische Breite bedingte Tageslänge dürfte eine der Dauer der Vegetationsperiode entsprechende Bedeutung besitzen. Der endogene Tagesrhythmus der Pflanzen inbezug auf den Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit muss nämlich bei optimaler Entwicklung mit der Länge des Tages und der Nacht am Wuchsort harmonisieren. Der Umstand, dass die Tages- und Nachtlänge auf den Verlauf der Entwicklung einwirkt, m. a. W. der Photoperiodismus, hat sich, seitdem die erste Arbeit von GARNER & ALLARD (1920) dieses früher von TOURNOIS (1912) betreffs *Humulus japonicus* und *Cannabis sativa* beobachtete Phänomen aktualisierte, als ein Faktor von oft sehr grosser Bedeutung erwiesen, und zwar sowohl hinsichtlich der vegetativen Entwicklung der Pflanzen als auch inbezug auf ihre Blüte. Man pflegt hierbei zu unterscheiden zwischen *Kurztagpflanzen*, die auf kurze Tage (unter 12 Stunden) durch Blühen und Fruchten reagieren, sowie *Langtagpflanzen*, die in gleicher Weise auf lange Tage (über 12 Stunden) reagieren. Ausserdem scheinen gewisse Pflanzen *tagneutral* zu sein, d. h. sie blühen unabhängig von grossen Variationen der Tageslänge. Wenn Kurztagpflanzen dem Langtag, bzw. Langtagpflanzen dem Kurztag ausgesetzt werden, kann es geschehen, dass ihr Blühen ganz verhindert wird, sowie dass sie nur ein mehr oder weniger üppiges vegetatives Wachstum aufweisen. Wenn man von tropischen Formen absieht, scheint der Langtag die vegetative Entwicklung in der Regel zu begünstigen; jedenfalls scheint ihr Optimum durch andere Tageslänge als jene für das Blühen bedingt zu sein.

Die Verhältnisse sind indessen nicht so schematisch einfach, wie sie nach dem oben Gesagten erscheinen können. Bereits der Umstand, dass die optimale Tageslänge für Blühen und jene für vegetative Entwicklung nicht zusammenfallen, macht, dass die Terminologie kaum als adäquat zu bezeichnen ist. Noch weniger dürfte dies der Fall sein, wenn es sich mehr allgemein zeigen sollte, dass der Langtag wohl die Anlage der Blütenknospen hindert, ihre weitere Entwicklung aber nichtdestoweniger begünstigt, wie HARDER & VON WITSCH (1941) es bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe* gefunden haben. Auch wirkt eine Veränderung der Tageslänge nicht in gleicher Weise zu Beginn wie am Ende des Tages. So gelang es LINDENBEIN (1939), eine Kurztagpflanze wie *Phaseolus* durch Zusatzbelichtung vor Beginn des Tages ein paar Wochen zeitiger als normal zum Blühen zu bringen. Möglicherweise verhält es sich so, dass das Blühen aller Pflanzen durch Belichtung während der Morgenphase begünstigt, während der Abendphase aber gehemmt wird. Der Unterschied zwischen Kurz- und Langtagpflanzen wäre in diesem Fall im wesentlichen der,

dass die ersteren eine verhältnismässig kürzere Morgenphase, die letzteren eine kürzere Abendphase hätten (BÜNNING 1937, LINDENBEIN 1939).

Wie dem auch sei, so hat die Tageslänge seine grosse Bedeutung; dies gilt auch für Bäume, soweit diese bisher untersucht wurden. Untersuchungen dieser Art wurden an verschiedenen Laubhölzern, dagegen nicht in grösserem Umfang an Nadelhölzern ausgeführt. Gewisse prinzipiell wichtige Ergebnisse sind von russischen Forschern (MOSCHKOV 1935 und früher, BOGDANOV 1931, vgl. auch Referat von GEVORKIANTZ & ROE 1935 sowie SYLVÉN 1940) erzielt worden. BOGDANOV prüfte u. a. verschiedene Kiefernprovenienzen und stellte hierbei in Übereinstimmung mit früheren Versuchen (SAMOFAL 1925, vgl. LANGLET 1936, Fig. 19) fest, dass Kiefernpflanzen aus Samen von Südrussland, verpflanzt in die Gegend von Leningrad, sich schlecht entwickelten. Unter natürlichen Verhältnissen litten sie dort schwer unter Winterkälte, überwinterten aber ohne jegliche Störung, wenn sie künstlich abgekürzten Tag erhielten. Unter derselben Voraussetzung brachte er südliche Lärchenprovenienzen dazu, ihr Wachstum 6 Wochen zeitiger als die Kontroll Exemplare abzuschliessen.

MOSCHKOV untersuchte die Einwirkung verschiedener Tageslänge auf die Entwicklung einiger Laubhölzer sowie auch der Lärche. Besonders studierte er die Einwirkung der Tageslänge auf das Überwinterungsvermögen und fand, dass eine grosse Anzahl südlicher Pflanzen bei verkürztem Tag überwintern konnten, und zwar unter solchen Verhältnissen, die für die bei natürlicher Tageslänge aufgewachsenen Kontrollpflanzen katastrophal waren. Er fand ferner, dass die Verpflanzung südlicher, auf kürzere Tageslänge eingestellter Formen nach Norden (längere Tage!) eine Verlängerung der Wachstumsperiode gegen den Herbst mit sich bringt und damit eine Verspätung der für den günstigen Verlauf der Überwinterung notwendigen »Reife« verschiedener Teile der Pflanze bedeutet. Es ist dies dieselbe Erscheinung, wie sie früher bei Experimentalfältern beobachtet wurde, nämlich dass südschwedische Kiefernpflanzen ihr Wachstum etwa 2 Monate später als die nordschwedischen abschliessen (LANGLET 1929). — Umgekehrt bringt eine Verpflanzung südwärts mit sich, dass die Verkürzung des Tages die auf Langtag eingestellten Pflanzen veranlasst, ihr Wachstum abnorm zeitig abzuschliessen und sich auf Winterruhe einzustellen. Für gewisse Arten scheinen die optimalen Bedingungen durch die Tageslänge bei einer gewissen geographischen Breite bestimmt zu sein. Es wurde ferner festgestellt, dass die Einwirkung der Tageslänge sich nicht nur auf die Dauer der Wachstumsperiode und hiermit auch auf das Wachstum beschränkt, sondern auch auf die Verzweigung, die Farbe und Struktur der Blätter, die Zellgrösse und Zellwandstärke, die Wurzelentwicklung und die Aufspeicherung der Stärke. Um volle »Reife« oder volle Kälteresistenz zu erreichen, verlangen jedoch auch die nördlichen Formen

einen verhältnismässig kurzen Tag, der nicht länger zu sein braucht als jener, den die südlichen Formen für den gleichen Zweck beanspruchen. Letztere stellen aber ganz andere Forderungen an die Temperaturverhältnisse, weshalb sie nicht in gleicher Weise wie die nördlichen Formen die kurzen Tage des Herbstes für ihre Winterbereitschaft ausnutzen können. In diesem Umstand sieht MOSCHKOV den Hauptunterschied zwischen nördlichen und südlichen Arten.

Durch künstlich verlängerten Tag gelang es MOSCHKOV, die sonst überwintenden Formen zu fortgesetztem Wachstum zu zwingen, wonach sie in Ermangelung der Winterbereitschaft erfroren. Bereits KLEBS (1914) stellte fest, dass u. a. Buche und Eiche den ganzen Winter hindurch weiterwachsen, falls sie unausgesetzt Tag und Nacht belichtet werden. Bei amerikanischen Versuchen, die Nadelhölzer umfassten, stellte es sich auch heraus, dass einjährige Pflanzen sowohl von nördlichen (*Pinus resinosa*, *P. banksiana*) als von südlichen Kiefern (*P. echinata*, *P. caribaea*) bei kontinuierlicher Belichtung das stärkste Wachstum aufwiesen, wobei sie während der ganzen normalen Ruheperiode weiterwuchsen. Die nördlichen Arten überwinterten nicht oder nur mit Schwierigkeit, wenn ihnen ein kürzerer Tag als 24 Stunden dargeboten wurde. Dies erklärt sich wahrscheinlich daraus, dass die Atmung in dem für sie extrem warmen Klima, in welchem die Versuche ausgeführt wurden, so stark war, dass eine ständige Assimilation erforderlich war, um dieselbe zu kompensieren (JESTER & KRAMER 1939). Weiter nördlich konnte PHILLIPS (1941) einjährige Pflanzen von *Thuja occidentalis* und *Pinus taeda* zu fortgesetztem Wachstum während des Winters bei 18-stündigem Tag veranlassen.

Vergleichende Versuche über die vegetative Entwicklung von Pflanzen schwedischer Provenienz bei normalem Tag und bei experimentell angeordnetem Kurztag sind bisher nur betreffs der Espe zur Ausführung gekommen. SYLVÉN (1940) registrierte nämlich die Höhe von einjährigen Espen, die durch Kreuzung von Provenienzen aus verschiedenen Teilen Schwedens erhalten wurden. Bei diesen Versuchen zeigte es sich, dass der ganze Zuwachs der nördlichsten Provenienzen, wenn sie in Südschweden gepflanzt wurden oder 12-stündigen Tag erhielten, sich auf die Bildung einer Blattrosette beschränkte. In vollem Tageslicht entwickelten sie sich natürlich normal. Die Espe aus den südlichen Teilen des Landes zeigte dagegen, gleichgültig wo sie im Freien ausgepflanzt wurde, ein normales Höhenwachstum. Bei 12-stündigem Tag bildet jedoch auch sie lediglich Blattrosetten. Für eine normale vegetative Entwicklung erfordern also die nördlichen Provenienzen längeren Tag als die südlichen. Kurztag führt zu Rosettenbildung, unabhängig von der Lage der Herkunftsorte innerhalb Schwedens. Inbezug auf ihre photoperiodische Einstellung gleicht also die Espe beispielsweise *Epilobium hirsutum* (ROSS 1942) sowie einigen von unseren gewöhnlichsten Futtergräsern, die unter Ein-

fluss des Kurztags in das für die Winterperiode charakteristische Rosettenstadium eintreten bzw. dieses beibehalten (vgl. BORGSTRÖM 1935).

Experimentelle photoperiodische Versuche mit Kiefer und Fichte sind gegenwärtig an der Zweigstelle des Vereins für Pflanzenzüchtung der Waldbäume in Backe in Ångermanland im Gange (SYLVÉN 1941). Von der Forstlichen Versuchsanstalt in Experimentalfältet erhielt die Zweigstelle zu diesem Zweck Fichtenpflanzen von einer Auswahl von Provenienzen, die in den von dem Internationalen Verband forstwissenschaftlicher Forschungsanstalten 1937 eingeleiteten internationalen Provenienzversuch einbegriffen sind. Diese Fichtenpflanzen stammen von Orten, die eine Breitengradvariation von mehr als 20° aufweisen.

### Der Photoperiodismus und das Blühen der Kiefer.

Sämtliche hier früher angeführte Untersuchungen über den Photoperiodismus bei Kiefer und anderen Holzarten beziehen sich auf die vegetative Entwicklung. Bei krautartigen Gewächsen wiederum war das Interesse auf die Bedeutung der Tageslänge für Blühen und Fruchten gerichtet. Eben die Bezeichnungen Kurztag- und Langtagpflanzen beziehen sich ja auf die Verhältnisse, unter welchen die betreffenden Pflanzen blühen, nicht aber auf solche, unter welchen sie sich im übrigen optimal entwickeln. Es kann daher von Interesse sein, einige Beobachtungen über das Eintreten des Blühens bei Kiefern verschiedener Provenienz als erstes Beispiel für den Zusammenhang zwischen dem Blühen und der photoperiodischen Einstellung bei Bäumen vorzulegen.

#### Spontanes Blühen verschiedener Kiefernprovenienzen im mittleren und südlichen Schweden.

Als extremes Beispiel für das Alter, in welchem junge Kiefern an freien und sonnigen Stellen zu blühen beginnen, führt SYLVÉN (1916) an, dass er sogar bei 7-jährigen südschwedischen Kiefernpflanzen eine oder ein paar weibliche Blüten am Gipfeltrieb gesehen hat. Bei nordschwedischen Kiefern beobachtete er das Blühen erst bei 9-jährigen Pflanzen (SYLVÉN 1908). Es liegt jedoch wenigstens eine Angabe vor über ein noch zeitigeres Blühen, obwohl es sich hierbei um mitteleuropäische Kiefer handelt. TH. HARTIG (1851) berichtet nämlich, dass er in einer 5-jährigen Kiefernkultur beobachtet hatte, dass »mehrere verpflanzte Stämmchen bereits reife Zapfen mit vollständig entwickeltem keimfähigem Samen trugen«. Es ist jedoch zu beachten, dass es sich in diesem Fall um verschulte Saatpflanzen handelte. Aus obigen Angaben scheint hervorzugehen, dass Kiefern südlicherer Provenienz grössere Neigung zu extremzeitigem Blühen haben sollen als nördlichere Kiefernprovenienzen.

Tab. 1. Das Vorkommen von 1-jährigen, 2-jährigen und älteren Zapfen an Kiefern verschiedener Provenienz im Herbst 1941 in der Staatsforst Ramningshult (60°2' n. B.), dem Versuchsrevier Tönnersjöheden (56°43') und bei Experimentalfältet (59°22'). Die Zahlen geben die Zahl der Bäume an. + = Zapfen kommen vor. o = Zapfen fehlen. — = Provenienz fehlt auf der Fläche.

..... = Versuchsfläche. (N) = Norwegen. (Dä) = Dänemark. (D) = Deutschland.

Förekomst av 1-årig, 2-årig samt äldre kott å tallar av olika proveniens hösten 1941 å Ramningshults kronopark, Tönnersjöhedens försökspark och vid Experimentalfältet. Siffrorna angiva antalet träd. + = kott förekommer. o = kott saknas. — = proveniensen förekommer icke på försöksytan.

..... = försöksytan. (N) = Norge. (Dä) = Danmark. (D) = Tyskland.

Provenienz Proveniensi		Versuchsfläche Försöksyta					
Heimortort Hemort	Nördliche Breite Nordlig bredd	Ramningshult			Tönnersjöheden		Experimen- talfältet
		1-jährige Zapfen	2-jährige Zapfen	ältere Zapfen	1-jährige Zapfen	2-jährige Zapfen	1-jährige Zapfen
		1-årig kott	2-årig kott	äldre kott	1-årig kott	2-årig kott	1-årig kott
Alta (N).....	70°	o	I	o	2	o	+
Målselv (N).....	69° 10'	o	5	o	2	I	+
Tranøy (N).....	69° 10'	o	10	2	20	16	+
Skjomen (N).....	68° 15'	o	4	o	2	6	+
Storbacken.....	66° 30'	o	5	I	3	II	—
Övertorneå.....	66° 23'	o	6	2	—	—	—
Överkalix.....	66° 20'	o	8	I	2	6	—
Lappträsk.....	66° 2'	o	5	o	I	3	+
Boden.....	65° 50'	o	4	o	4	2	—
Stensele.....	65°	o	13	o	—	—	—
V. Jörn (250 m)....	65°	o	4	I	—	—	—
» (150 m).....	65°	o	9	o	—	—	—
Ö. Jörn (50 m)....	65°	o	8	o	—	—	—
Norsjö.....	64° 55'	o	3	o	—	—	—
Vinliden.....	64° 30'	o	5	o	—	—	—
Hällnäs.....	64° 22'	o	4	2	2	4	+
» (350 m).....	64° 20'	o	16	o	—	—	—
» (150 m).....	64° 20'	o	4	o	—	—	—
Vindeln.....	64° 11'	o	8	o	2	9	+
Vindeln.....	64° 11'	o	7	o	o	6	—
Stormyrjtälén.....	64° 10'	o	9	o	—	—	—
Torp.....	62° 30'	o	6	o	—	—	—
Tolga (N).....	62° 25'	o	3	o	—	—	—
Njurunda.....	62° 15'	I	23	o	—	—	—
Gloppen (N).....	61° 50'	o	I	o	I	5	+
Svanøy (N).....	61° 30'	I	13	o	2	12	+
Älvdalen.....	61° 25'	o	4	I	o	5	+
Siljansfors.....	60° 55'	o	4	I	o	6	—
Voss (N).....	60° 40'	o	6	o	2	II	+
Ruskåsen.....	60° 22'	o	5	o	—	—	—
Ramningshult.....	60° 2'	.....	.....	.....	—	—	—
Koppom.....	59° 43'	o	2	I	—	—	—
Experimentalfältet...	59° 22'	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Dalarö.....	59° 8'	o	o	o	o	o	+
Grimsten.....	59°	o	I	o	o	7	—
Karlsby.....	58° 38'	o	o	I	o	2	o
Gyltige.....	56° 47'	o	o	o	o	9	o
Tönnersjöheden.....	56° 43'	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Värnanäs.....	56° 30'	o	o	o	o	o	—
Karsholm.....	56° 7'	o	o	o	o	I	—
Frederiksværk (Dä)...	56° 2'	o	o	o	—	—	—
Chorin (D).....	52° 30'	o	o	o	—	—	—

Tab. 2. Das Vorkommen von 1-jährigen Zapfen, weiblichen und männlichen Blüten an Kiefern verschiedener Provenienz im Frühjahr 1942 bei Experimentalfältet. Zeichenerklärung siehe Tab. 1. (R) = Russland.

Förekomsten av 1-årig kott, honblommor och hanblommor å tallar av olika proveniens vid Experimentalfältet våren 1942. Beträffande beteckningar se tab. 1. (R) = Ryssland.

Heimatort Hemort	Nördliche Breite Nordlig bredd	Innerhalb der betr. Parzelle kommen vor Förekomst inom resp. parcell av		
		1-jährige Zapfen 1-årig kott	♀-Blüten honblommor	♂-Blüten hanblommor
Alta (N) .....	70°	+	+	o
Målselv (N) .....	69° 10'	+	+	o
Tranøy (N) .....	69° 10'	+	+	o
Skjomen (N) .....	68° 15'	+	+	o
Vittangi .....	67° 40'	+	+	o
Tärendö .....	67° 7'	+	+	o
Äihämä .....	66° 58'	o	o	o
Korpilombolo .....	66° 45'	+	+	o
Svanstein .....	66° 38'	+	o	o
Bredseludden .....	66° 36'	+	+	o
Rödupp .....	66° 31'	+	+	+
Puostijärvi 1 .....	66° 23'	+	+	o
» 2 .....	66° 22'	+	o	+
Lavasberg .....	66° 19'	+	o	o
Lappträsk .....	66° 2'	+	o	o
Niemisel 1 .....	66° 1'	o <sup>1</sup>	o	o
» 2 .....	66° 1'	+	+	o
Alträsk .....	65° 44'	o	o	+
Lillpite .....	65° 22'	+	+	o
Storselet .....	65° 57'	+	o	+
Hällnäs .....	64° 22'	+	+	o
Vindeln .....	64° 11'	+	o	o
Junsele .....	63° 42'	o	+	+
Mo .....	63° 23'	+	o	+
Lillsjöhögen .....	63° 11'	o	o	+
Sollefteå .....	63° 9'	+	+	+
Borgviken .....	63°	+	+	+
Västeråsen .....	61° 52'	o	o	+
Gloppen (N) .....	61° 50'	+	o	o
Delsbo .....	61° 50'	o	o	+
Näsviken .....	61° 46'	+	o	+
Hamra .....	61° 45'	+	+	+
Voxnahed .....	61° 42'	o	o	o
Svanøy (N) .....	61° 30'	+	+	+
Älvdalen .....	61° 25'	+	+	+
Voss .....	60° 40'	+	+	+
Älvkarleö .....	60° 34'	o	+	+
Rasbokil .....	60° 1'	o	o	+
Mosterhavn (N) .....	59° 42'	+	o	+
Experimentalfältet .....	59° 22'	.....	.....	.....
Dalarö .....	59° 8'	+	o	+
Sorunda .....	59° 5'	o	o	+

1. Äldre Zapfen waren dagegen vorhanden.  
Äldre kott fanns däremot.



Heimatort Hemort	Nördliche Breite Nordlig bredd	Innerhalb der betr. Parzelle kommen vor Förekomst inom resp. parcell av		
		1-jährige Zapfen 1-årig kott	♀-Blüten honblommor	♂-Blüten hanblommor
Karlsby 1.....	58° 39'	o	o	+
» 2.....	58° 39'	o	o	o
» 3.....	58° 38'	o	o	+
Schottland 1.....	57° 35'	o	o	o
Gyltige.....	56° 47'	o	o	+
Schottland 2.....	56° 21'	o	o	+
Transbaikalien.....	za. 51° 30'	o	o	+
Kottwitz (D).....	za. 51°	o	o	+
Bellin (D).....	53° 40'	o	o	o
Slawentzitz (D).....	50° 20'	o	+ <sup>2</sup>	+
Poltava (R).....	49° 30'	o	o	o
Mittelfrankreich 1.....	za. 45°	o	o	o
» 2.....	za. 44° 30'	o	o	o

<sup>2</sup> Siehe Text S. 313.

Bei den Provenienzversuchen der Schwedischen Forstlichen Versuchsanstalt wurden jedoch ganz andere Ergebnisse erzielt. Kiefernpflanzen aus einer Saat im Frühjahr 1931 lieferten im Winter 1938—39 reife Zapfen. Diese Pflanzen mussten also im Frühjahr 1937, in einem Alter von 6 Jahren, weibliche Blüten gehabt haben. Zapfentragende Pflanzen waren nur in geringer Anzahl vorhanden, und zwar aus Samen von drei Orten in Finmarken in Norwegen, drei Orten in Norrbotten, einem in Jämtland sowie einem Ort — dem südlichsten — in der Staatsforst Hamra in Dalarne. Ein noch zeitigeres Blühen konnte in einigen Fällen festgestellt werden. Eine Kiefern-pflanze aus im Frühjahr 1938 ausgesätem Samen von Sääminki bei Nyslott in Finnland (za. 62° n. Br.) trug nämlich ein paar vollentwickelte Zapfen im Herbst 1942; sie musste also bereits im Frühjahr 1941, in einem Alter von nur 3 Jahren, geblüht haben. Ein ähnlicher Fall wurde auch an einer Kiefern-pflanze aus Samen von Vindeln in Västerbotten (64° 11' n. Br.) beobachtet. Im Frühjahr 1943 tragen ferner zwei 4-jährige Kiefern-pflanzen aus Troms in Nordnorwegen sowie etwa 10 Pflanzen von etwa zwei Tausend aus Vindeln weibliche Blüten am Gipfeltrieb — sonst blüht keine einzige der gleichaltrigen Pflanzen von 25 südlicheren Provenienzen.<sup>1</sup> Sämtliche erwähnte Fälle von extremzeitigem Blühen bei Experimentalfältern beziehen sich auf Pflanzen aus Gegenden, die mindestens ein paar Breitengrade nördlich vom Kulturort gelegen sind. Sie betreffen auch verschulte Pflanzen.

<sup>1</sup> Hier kann bemerkt werden, dass auch *Pinus banksiana*, aus Samen von Bäumen in der Nähe von Tönnersjöheden in Halland, bei Experimentalfältern als 3-jährige Pflanzen weiblich geblüht hat und dass *P. contorta* auch jung zu blühen begann. Diese beiden Arten sind jedoch weit nach Norden verpflanzt worden.

Im Frühjahr 1933 wurden zu Studienzwecken Kiefern verschiedener Provenienz an verschiedenen Orten in Schweden ausgepflanzt. Beim ersten mehr reichlichen Vorkommen von Zapfen auf diesen Provenienzflächen wurden Zapfen gesammelt, um aus dem Samen eine Hybridengeneration zu erhalten. Das Zapfensammeln wurde im Dezember 1941 teils in einer Pflanzung in der Staatsforst Ramningshult in Uppland, teils auf einer Fläche im Versuchsrevier Tönnersjöheden in Halland vorgenommen. Gleichzeitig untersuchte man auch das Vorkommen von einjährigen Zapfen. Die Kiefern auf diesen Flächen stammten aus der Frühjahrssaat 1929 und waren mithin zur Zeit des Sammelns 13-jährig. Im Frühjahr 1942 wurden Aufzeichnungen über das Vorkommen von einjährigen Zapfen sowie über das Blühen innerhalb der ebenerwähnten, zu dieser Zeit 11-jährigen Versuchskultur bei Experimentalfältet gemacht. Die Ergebnisse dieser Registrierungen sind in Tab. 1 und 2 zusammengestellt.

Als allgemeine Tendenz kann aus diesen Ergebnissen herausgelesen werden, dass auf allen drei Flächen weibliche Blüten oder Zapfen vorgefunden wurden, und zwar an Provenienzen von ungefähr derselben nördlichen Breite wie die betreffende Fläche oder nördlich von dieser gelegenen Orten. An Pflanzen südlicherer Provenienz kamen weibliche Blüten mehr ausnahmsweise vor.

Pflanzen aus Samen von südlich vom Kulturplatz gelegenen Orten trugen weibliche Blüten oder fruktifizierten nur in nachstehend angeführten Fällen. Auf der Fläche in der Staatsforst Ramningshult wurden vorgefunden: zweijährige sowie auch ältere Zapfen an drei Pflanzen aus Samen von Koppom in Värmland (19' südlich von der Fläche), drei zweijährige Zapfen an einer Pflanze aus dem Gemeindewald Grimsten in Närke (1° südlicher) sowie schliesslich ein einziger älterer Zapfen an einer Pflanze von Karlsby im nördlichen Östergötland (1° 24' südlicher). Auf der Fläche im Versuchsrevier Tönnersjöheden fand man nur an einer Pflanze von Karsholm bei Kristianstad (36' südlicher) zweijährige Zapfen; südlichere Provenienzen als diese fehlen leider auf dieser Fläche. Bei Experimentalfältet wurden schliesslich gefunden: einjährige Zapfen an einer Pflanze von Dalarö, südöstlich von Stockholm (14' südlich von Experimentalfältet) sowie einige weibliche Blüten an ein paar Zweigen einer Kiefer aus Samen von Oberschlesien (9° südlicher!). Auf diesen letztgenannten Fall komme ich unten zurück.

Ein Teil der nördlichsten Provenienzen zeigt eine verhältnismässig geringe Fruktifikation (vgl. Tab. 1). Man hätte sonst erwarten können, dass gerade diese Provenienzen am reichlichsten blühen würden, da die durch Verpflanzung südwärts verkürzte Tageslänge sich gerade für diese am meisten geltend machen müsste. Dabei muss jedoch beachtet werden, teils dass die höchnordischen Provenienzen die Mehrzahl unter den am zeitigsten blühenden Provenienzen darstellten, teils dass eine von weit her nach Süden vorgenommene

Tab. 3. Übersicht über das Blühen 1942 sowie Vorkommen von Zapfen im Winter 1941—42; siehe Tab. 1 und 2.

Översikt över blomningen 1942 samt förekomsten av kott vintern 1941—42; se tab. 1 och 2.

Versuchsfläche (nördliche Breite) Försöksyta (nordlig bredd)		Zahl der Provenienzen Antal proveniensers			
		nördlicher als die Fläche nordligare än ytan		südlicher als die Fläche sydligare än ytan	
		mit med	ohne utan	mit med	ohne utan
Ramningshult (60° 2')	2-jährigen oder älteren Zapfen 2-årig och äldre kott	30	0	3	6
	1-jährigen Zapfen 1-årig kott	2	28	0	9
Experimental- fältet (49° 22')	1-jährigen oder älteren Zapfen 1-årig eller äldre kott	30	9	1	14
	♀-Blüten honblomning	21	18	1	14
	♂-Blüten hanblomning	19	20	9	6
Tönnersjöheden (56° 43')	2-jährigen Zapfen 2-årig kott	18	2	1	1
	1-jährigen Zapfen 1-årig kott	13	7	0	2

Verpflanzung oft eine so auffällige Disharmonie zwischen den dargebotenen Milieuverhältnissen und der vererbten physiologischen Einstellung (wahrscheinlich vornehmlich ihrer endogenen Periodizität) mit sich bringt, dass ihre normale Reaktionsnorm sicherlich verändert wird. Die nördlichen Provenienzen, deren Heimatsorte sich durch eine im Verhältnis zur nördlichen Breite relativ lange Vegetationsperiode auszeichnen, scheinen eine gewisse Neigung zu grösserer Fertilität zu besitzen. Für solche Provenienzen dürfte eine Verpflanzung südwärts eine geringere Veränderung der Milieuverhältnisse, für welche die physiologische Einstellung der Bäume passt, bedeuten.

Es ist wohl weniger wahrscheinlich, dass die geringere Fruktifikationsfrequenz der hochnordischen Provenienzen dadurch besser zu erklären wäre, dass durch die Verkürzung der Tageslänge das Blühoptimum beträchtlich unterschritten wurde, m. a. W. dass der Tag so stark verkürzt wurde, dass er das Blühen nicht mehr hervorrufen konnte. Zwar hat man bei verschiedenen

Pflanzen nachweisen können, dass sie zum Blühen sehr spezielle Forderungen an eine bestimmte Tageslänge stellen — eine Veränderung um eine Stunde oder weniger kann ausschlaggebend sein — Tatsache ist aber, dass Samen der Kiefern der Jockmock-Provenienz ( $66^{\circ} 35'$  n. Br.) sogar so weit südlich wie in der Schweiz geerntet werden konnte. Diese Bäume wachsen indessen auf einer hochgelegenen Fläche (1070 m ü. d. M.) in der Nähe von Magglingen, wo sie sich gut entwickeln konnten (vgl. LANGLET 1938, Fig. 6 und 18). Das dortige Klima ist relativ streng mit kalten Wintern, aber recht hoher Sommertemperatur. Ein weniger extremes Beispiel hierfür, das jedoch zeigt, dass das über die Jockmockkiefern in der Schweiz Gesagte kein Ausnahmefall ist, stellen die im 10. Jahre zapfentragenden finnischen Kiefern bei Zeithain in Sachsen dar, von denen STROHMEYER (VON WETTSTEIN & DAUBINET 1941) reifen Samen ernten konnte.

Hinsichtlich der Entwicklung männlicher Blüten, worüber einige Angaben in Tab. 2 enthalten sind, fällt es auf, dass die südlicheren Provenienzen grössere Blütenfrequenz als die nördlicheren aufweisen. Dies kann sowohl durch Annahme einer mit den Jahren veränderten Reaktionsnorm erklärt werden, als auch durch Voraussetzung eines Unterschieds zwischen weiblichen und männlichen Blüten inbezug auf die Abhängigkeit von Tageslänge und anderen Umweltfaktoren. Möglicherweise liegt hier eine mit zunehmendem Alter gesteigerte Blühbereitschaft in Zusammenwirkung mit solchen Verhältnissen im übrigen vor, dass diese Blühbereitschaft sich im Blühen von männlichen Blüten auswirkt. Vielleicht beruht dies darauf, dass die Verhältnisse im Sommer 1941 bei Experimentalfältet für die Anlage von männlichen Blüten bei der Kiefer besonders günstig waren, so günstig, dass sie die Entwicklung männlicher Blüten auch bei solchen Provenienzen mit sich brachten, die sonst durch zu lange Tage am Wuchsort verhindert sein würden, Blüten anzulegen. Verschiedene von den Provenienzen, einige auch von nördlicher Herkunft, die 1942 männliche Blüten entwickelten, haben früher auch keine weiblichen Blüten gehabt.

Es ist bemerkenswert, dass nicht nur eine relativ grössere Anzahl von den südlicheren Provenienzen männliche Blüten getragen haben, als dies bei den nördlicheren der Fall war, sondern dass ein Teil von den nördlichsten Provenienzen überhaupt nicht, nicht einmal 1942, männliche Blüten erzeugten. Dies gilt hauptsächlich von sämtlichen Provenienzen aus Nordnorwegen ( $68$ — $70^{\circ}$  n. Br.), obwohl verschiedene von den fraglichen Kiefern sich wohl entwickelt und weibliche Blüten reichlich getragen haben. Alle diese Bäume sind jedoch wegen ihrer extrem nördlichen Herkunft verhältnismässig klein und daher möglicherweise zur Erzeugung von männlichen Blüten physiologisch zu jung. Bereits ÖRTENBLAD (1888) teilt mit, dass die

hochnordische Kiefer weibliche Blüten normalerweise zeitiger als männliche produziert.

Es ist auffallend, dass junge Kiefern bei Experimentalfälscht ihre ersten männlichen Blüten oft an tiefsitzenden, nicht selten recht stark beschatteten und verhältnismässig schwachen Zweigen erhalten, dies im Gegensatz zu den hoch oben und nicht selten am Gipfeltrieb selbst sitzenden weiblichen Blüten.

Die Verhältnisse in Frühjahr 1943 bestätigen hauptsächlich das oben Gesagte, nur ist die Blütenfrequenz im allgemeinen viel geringer. Auffallend ist jedoch, dass jetzt noch einige Kiefern aus Deutschland sowohl wie aus Gyltige, Schottland und eine aus Mittelfrankreich spontan weibliche Blüten tragen.

#### Durch Strangulation erzwungenes Blühen bei verschiedenen Kiefernprovenienzen.

Einer von den Faktoren, die normalerweise für das Zustandekommen des Blühens von Bedeutung sind, ist der Vorrat an Kohlenhydraten oder, vielleicht richtiger, die Konzentration von Kohlenhydraten. Nach KLEBS soll hierbei auch das Verhältnis zwischen den organischen Nährstoffen und den anorganischen Nährsalzen von Bedeutung sein, und zwar aus dem Grunde, weil die anorganischen Salze das vegetative Wachstum begünstigen und den Verbrauch von Assimilationsprodukten bewirken. Auf eine entsprechende Weise bestimmt nach BJÖRKMAN (1942) das Verhältnis zwischen einerseits den Kohlenhydraten und andererseits Stickstoff und Phosphor den Überschuss an Zucker, der den Mykorrhizapilzen am Wurzelsystem der Bäume zur Verfügung steht.

Eine über das Normale hinaus erzwungene Anhäufung von Assimilaten in den oberen Teilen der Pflanzen muss mithin nicht nur reichlicheres Blühen als gewöhnlich zur Folge haben, sondern auch das Blühen in jüngerem Alter unter im übrigen identischen Milieuverhältnissen, also auch bei gleicher Tageslänge, erzwingen. Eine derartige Ansammlung von Assimilaten kann u. a. nach Ringelung (vgl. BALDWIN 1934) und nach Strangulation (LANGLET 1942) festgestellt werden. Strangulation und Ringelung sind deshalb auch bezüglich der Waldbäume erprobte Mittel zum Erzwingen des Blühens (LANTELMÉ 1933, JENSEN 1942 bzw. WABRA 1935).

Auch bei unserer gemeinen Kiefer konnten Bäume mit strangulierten Stämmen zum Blühen und Fruchten gebracht werden. Dies betraf die Provenienzen Transbaikalien (za. 51° n. Br. und za. 1 000 m ü. d. M.) sowie Karlsby<sup>1</sup>; unbehandelte Kiefern dieser Provenienzen haben nicht geblüht. Eine stark gesteigerte Zapfenproduktion konnte durch die gleiche Methode bei spontan blühenden Provenienzen erzwungen werden; das beste Ergebnis schienen

<sup>1</sup> Im Frühjahr 1943 auch Gyltige (Halland), Oberschlesien und Schottland.

hierbei gerade die Individuen zu zeigen, die bereits vor der Behandlung spontane Blühbereitschaft aufwiesen. Auch die Strangulation von einzelnen Zweigen führte zu den beabsichtigten Ergebnissen, indem nämlich weibliche Blüten an Kiefern aus Mittelfrankreich (za. 45° n. Br.), Oberschlesien (za. 50°) sowie Dalarö erhalten werden konnten. Die letztgenannte Provenienz trug jedoch 1942 Blüten auch ohne Strangulation.

Auch hinsichtlich des Auftretens von männlichen Blüten war die Strangulation erfolgreich. Durch Strangulation des Stammes konnten männliche Blüten an Kiefern sowohl aus Oberschlesien als aus Transbaikalien, Gyltige, Karlsby u. a. m. erzeugt werden. An den Jungkiefern aus Transbaikalien mit zahlreichen männlichen Blüten kamen dabei einzelne weibliche Blüten vor. Eine Kiefer von Karlsby trug reichlich Blüten beiderlei Geschlechts. Besonders bemerkenswert ist, dass auch eine strangulierte Kiefer von Målselv im nördlichsten Norwegen (69° 10' n. Br.) einige männliche Blüten an zwei tiefsitzenden Zweigen aufwies; diese Provenienz hatte sonst keine männlichen Blüten.

Ob die Strangulation nur durch Verhinderung des Abtransportes von Assimilaten von der Krone abwärts sich auswirkt, soll hier nicht näher erörtert werden. Es scheint jedoch auf Grund gewisser Beobachtungen, als ob die Strangulation auch die Bildung von Blühhormonen direkt oder indirekt beeinflusst (CAJLACHJAN 1938 und früher). Es ist in verschiedenen Fällen vorgekommen, dass nach der Strangulation von Zweigen in der Krone von Jungkiefern Blüten an benachbarten, *unbehandelten* Zweigen auftraten. CAJLACHJAN hat gezeigt, dass die Ringelung den Transport von Blühhormon sowohl stammaufwärts als -abwärts verhindert; die Ringelung soll also zu einer Ansammlung auch dieses Stoffes führen. Bei der Strangulation dürfte jedoch die Abschnürung nicht immer voll effektiv sein. Strangulierte Zweige, die eine solche »Fernwirkung« verursacht haben dürften, können sowohl fortdauernd am Leben bleiben (Kiefern aus Schottland und Transbaikalien<sup>1</sup>) als auch im Jahre nach der Behandlung absterben (Kiefer aus Mittelfrankreich). Die strangulierten Zweige können dabei entweder steril (Transbaikalien<sup>1</sup>) oder fertil sein (Schottland<sup>1</sup>) bzw. fertil gewesen sein (Mittelfrankreich). Zwei strangulierten Kiefern aus Karlsby tragen weibliche Blüten auch an Zweigen, die unterhalb des Strangulierungsstellen den Stämmen entspringen. Die Umstände in diesen Fällen erinnern ungesucht an die Versuche von JENSEN (1941), der nach Colchicininjektionen eine Reaktion bei Trieben von ganz anderen Zweigen als den behandelten erhalten konnte.

In einigen Fällen wurde Blühen bzw. bemerkenswerte Stimulation des Blühens an Zweigen unterhalb der Strangulationsstelle, wo der Stamm mindestens ein Jahr nach der Behandlung abgebrochen wurde, beobachtet. So war dies der Fall bei Kiefern aus Poltava (49° 30' n. Br.) bzw. Hällnäs (64° 22').

<sup>1</sup> Im Frühjahr 1943 auch Oberschlesien.

Von den in vorhergehenden Abschnitten erwähnten Provenienzen hatten bis Frühjahr 1942 nur Oberschlesien und die nördlichen Provenienzen Målselv und Hällnäs weibliche Blüten spontan getragen. Frühjahr 1943 erschienen aber, wie oben genannt, weibliche Blüten auch an unbehandelten Kiefern aus Gyltige, Schottland und Mittelfrankreich. Inwieweit aber dieses Blühen durch etw. Beschädigungen (Kälteschaden, Astbruch) induziert sein kann, ist kaum möglich zu entscheiden.

Wie bereits mitgeteilt, traten im Vorsommer 1942 einige weibliche Blüten an einer Kiefer von Slawentzitz in Oberschlesien ( $50^{\circ} 20'$  n. Br.) auf. Es handelt sich in diesem Falle wahrscheinlich um eine mit steigendem Alter veränderte Reaktionsnorm des Baums. Eine Veränderung dieser Art wurde von ROBERTS & STRUCKMEYER (1939) durch die Feststellung nachgewiesen, dass Stecklinge von blühenden Individuen eine andere Reaktion gegen eine bestimmte Tageslänge zeigen als Samenpflanzen derselben Art. HARDER und VON WITSCH (1941, 1942) beobachteten ferner eine Veränderung der photoperiodischen Reaktion mit zunehmendem Alter bei *Kalanchoe*. Eine gewisse Stütze für die Hypothese einer mit der Zeit veränderten Reaktionsnorm — möglicherweise als Anpassung an die herrschenden normalen Umweltverhältnisse — stellt die Tatsache dar, dass die Fruktifikation an älteren Kiefern südlicher Provenienz vorkommt. So konnten bei Torared in der Nähe des Versuchsreviers Tönnersjöheden in Halland Zapfen von za. 30-jährigen Kiefern aus Samen von Eberswalde ( $52^{\circ} 50'$  n. Br.) sowie Darmstadt ( $49^{\circ}$ ) erhalten werden. In einem mehr extremen Fall trug eine auf Frösön ( $63^{\circ} 12'$ ) wachsende Kiefer von Eberswalde einige schlecht entwickelte Zapfen, aus welchen jedoch reife Samen erhalten wurden; aus diesen Samen gelang es eine Anzahl Pflanzen aufzuziehen. In solchen Fällen wirkt indessen die schwache Entwicklung der Bäume unter den für sie fremden und ungünstigen Umweltverhältnissen oft hemmend auf die Fruktifikation (WIBECK 1912). Verschiedene Versuche zum Zweck der Gewinnung von Samen von den mitteleuropäischen Kiefern auf der internationalen Provenienzfläche bei Hässelby, wo die Bäume nunmehr über 30-jährig sind und sich zum Teil wohl entwickelt haben (PETRINI 1942), lieferten negative Ergebnisse.

Die Annahme einer mit steigendem Alter veränderten Reaktionsnorm wird dadurch gestützt, dass im Frühjahr 1943 auch andere Kiefern aus Oberschlesien sowie einige Kiefern anderer südlichen Provenienzen spontan weiblich geblüht haben.

#### Die Bedeutung der Tageslänge für den Eintritt des Blühens der Kiefer.

Die oben vorgelegten Beobachtungen deuten darauf, dass der Beginn der Ausbildung der weiblichen Blüten bei der Kiefer von dem Breitengrad des

Herkunftsorts und des Pflanzungsplatzes beeinflusst wird. Vor allem dürfte die Änderung der Tageslänge von Bedeutung sein, die eine Verpflanzung an einen anderen Ort mit sich bringt. Zeitiges Blühen scheint eine Folge der Verpflanzung südwärts, in Gebiete mit kürzeren Tagen während des Sommerhalbjahrs, zu sein, während eine Verpflanzung nach Norden hin mit längeren Sommertagen dem Blühen in frühem Alter entgegenzuwirken scheint. Diese Schlussfolgerung stützt sich ausschliesslich auf hier erwähnte Verhältnisse. Experimentelle Versuche mit abgekürztem oder verlängertem Tag in anderer Form als durch Verpflanzung nach einem anderen Breitengrad, wodurch die Tageslänge automatisch geändert wird, sind nicht vorgenommen worden. Hierbei wurde angenommen, dass der Einfluss des Breitengrads sich durch die Tagesperiodizität geltend macht. Wie oben jedoch hervorgehoben, verändern sich die Klimaverhältnisse in Schweden in wesentlichem Grade bei Verpflanzung in nord-südlicher Richtung. Dies macht sich auch inbezug auf die Dauer der Vegetationsperiode geltend (vgl. LANGLET 1936, S. 344 und Fig. 26). Die südwärts verpflanzten Provenienzen erhalten daher nicht nur einen verkürzten Sommertag, sondern auch gleichzeitig einen verlängerten Sommer und eine grössere Sommerwärme. Bereits die grössere Sommerwärme an und für sich trägt dazu bei, günstigere Bedingungen für das Blühen zu schaffen (vgl. SYLVÉN 1916, S. 203).

Gewisse Umstände sprechen jedoch dafür, dass die Tageslänge eine dominierende Bedeutung für den Eintritt des Blühens bei der Kiefer hat. Hierher gehört vor allem der Unterschied im Blühen zwischen Provenienzen aus dem südlichen und mittleren Schweden bei Anpflanzung teils in Uppland, teils in Halland. Auf den Provenienzflächen in beiden Landschaften gibt es 4 Provenienzen, die von südlicheren Orten als der Staatsforst Ramningshult ( $60^{\circ} 20'$  n. Br.) und nördlicheren als dem Versuchsrevier Tönnersjöheden ( $56^{\circ} 43'$ ) herkommen, nämlich Dalarö ( $59^{\circ} 8'$ ), Grimsten ( $59^{\circ}$ ), Karlsby ( $58^{\circ} 38'$ ) und Gyltige ( $56^{\circ} 47'$ ). Von diesen 4 Provenienzen blühte Dalarö auf keiner der beiden Probeflächen; sie blühte aber bei Experimentalfältet. Die Grimsten-Provenienz wies in Tönnersjöheden 2-jährige Zapfen an 7 Bäumen auf, im Revier Ramningshult dagegen nur an einem Baum. Die entsprechenden Zahlen für die Karlsby-Provenienz waren 2 und 0. Von den Kiefern von Gyltige, dicht nördlich vom Versuchsrevier Tönnersjöheden, trugen dort 9 Bäume 2-jährige Zapfen, während kein einziger Baum dieser Provenienz in Ramningshult oder bei Experimentalfältet im Jahre 1942 Zapfen aufwies, vgl. Tab. 1, 2 und 3.

Die Verpflanzung dieser vier Provenienzen von den Heimatorten nach Ramningshult dürfte eine Verkürzung der Dauer der Vegetationsperiode um 2, 1, 2 und 12 Tage bedeuten. Für die drei erstgenannten Provenienzen bedeutet dies praktisch keine Veränderung, während die Verkürzung des Sommers für die



Halland-Kiefern kaum von der Grössenordnung ist, dass das Blühen hierdurch ganz verhindert würde, zumal die dreissiger Jahre dieses Jahrhunderts sich durch extreme Wärme und trockene Sommer auszeichneten. Die vegetative Entwicklung der südlichen Provenienzen auf dieser Fläche gibt auch keinen Anhalt für die Auffassung, dass ein zu kurzer oder zu kalter Sommer Anlass zu ausgebliebenem Blühen sein könnte.

Was hier gesagt wurde, gilt in noch höherem Grade für die Verhältnisse bei Experimentalfältet, wo die Vegetationsperiode wenigstens 4 Tage länger ist als in Ramningshult. Eine Verpflanzung nach Experimentalfältet dürfte daher eine direkte Verbesserung des Temperaturklimas für die Kiefer sowohl von Dalarö als von Karlsby sowie eine Verkürzung der Vegetationsperiode für die Gyltige-Kiefer um nur etwa eine Woche bedeuten. Dessenungeachtet konnten dort Zapfen bisher nur an einem einzigen Baum von Dalarö beobachtet werden, während an keinem von den Bäumen der beiden anderen Provenienzen spontan entstandene weibliche Blüten bis jetzt beobachtet wurden.

Von grossem Interesse ist auch, dass die Kiefer von Svanöy im norwegischen Vestlandet ( $61^{\circ} 30'$ ) sowohl in Ramningshult als bei Experimentalfältet sowie übrigens auch auf verschiedenen Flächen in Halland verhältnismässig reichlich geblüht hat. Die Dauer der Vegetationsperiode bei Svanöy dürfte nämlich um 2—3 Wochen länger sein als in Uppland. Hier liegt also ein Beispiel für einen in meinem Material seltenen Fall vor, dass eine Verpflanzung südwärts, im fraglichen Fall um 1,5 bzw. 2 Breitengrade, mit einer Verkürzung der Dauer des Sommers verbunden ist. Gleichzeitig muss jedoch betont werden, dass die Sommerwärme nach der Verpflanzung inbezug auf die Intensität, namentlich im vergangenen Dezennium, die am Heimatort normal gebotene Wärme nicht unwesentlich überstiegen hat.

Wenn es also auch scheint, dass das Blühen vor allem von der Breitengradverpflanzung und der damit gegebenen Änderung der Tageslänge abhängig ist, ist es deshalb nicht ausgeschlossen, dass auch die Temperaturverhältnisse eine gewisse Rolle spielen können. Auch scheint mir keine zwingende Notwendigkeit zu bestehen, gerade mit Rücksicht auf das Blühen ein Entweder — Oder anzunehmen; das Richtige dürfte eher sein: sowohl — als auch. Wenn gleichzeitig mit einer Veränderung der Tageslänge, die eine gesteigerte Blühbereitschaft mit sich bringt, auch die Temperaturverhältnisse für die Pflanze allgemein günstiger werden, dürfte die Gesamtwirkung grösser sein. Die Faktoren, die von Jahr zu Jahr normalerweise entscheiden, ob ein Baum an seinem Heimatort blüht oder nicht — und zu diesen gehört die Tageslänge nicht — können nämlich, gerade für das Auftreten der ersten Blüten und auch für das Blühen nach der Verpflanzung auf einen anderen Breitengrad, kaum bedeutungslos sein.

Das von mir nachgewiesene Zusammenspiel zwischen Breitengrad—Tageslänge und Vegetationsperiode—Temperatur bezüglich der Bedingungen für die vegetative Entwicklung hat, wie es sich später wiederholt gezeigt hat, ein Gegenstück in bezug auf die Voraussetzungen zum Blühen. Bei den frühesten Experimenten, die die Untersuchung der Bedeutung der Tageslänge betrafen, variierte man diesen Faktor, während man bei den übrigen Umweltfaktoren sich damit begnügte, diese in gleicher Weise bei den verschiedenen Tageslängen einwirken zu lassen. Es ist klar, dass der Unterschied zwischen verschiedenen Versuchsteilen, der hierbei in Erscheinung tritt, auf dem einzigen variierten Faktor beruhen muss. Dagegen ist es durchaus nicht selbstverständlich, dass ähnliche Unterschiede in anderen Fällen immer und allein durch denselben Faktor ausschliesslich bedingt sind. Zwar kann dies der Fall sein, im allgemeinen dürften aber verschiedene Faktoren in verschiedenem Masse beteiligt sein. Variiert man also nur die Tageslänge, so erhält man eine Vorstellung davon, was diese Variationen bedeuten. Man ist aber nicht berechtigt, die in anderen Fällen mit den Versuchsergebnissen übereinstimmenden Unterschiede lediglich auf die Einwirkung verschiedener Tageslänge zurückzuführen.

Geht man, wie ich es hier getan habe, von der BÜNNINGSchen Deutung des Photoperiodismus als einer durch die endogene (konstitutionelle, erblich bedingte) Eigenrhythmik der Pflanzen bedingten Erscheinung aus, so folgt daraus auch, dass die photoperiodischen Reaktionen von den Temperaturverhältnissen beeinflusst werden müssen. BÜNNING (1931) hat nämlich nachgewiesen, dass die Periode des Rhythmus sich mit der Temperatur ändert.

Auch neuere Versuche über die Einwirkung der Tageslänge auf das Blühen haben Ergebnisse gezeigt, die die Bedeutung der Temperatur erkennen lassen. Man hat neuerdings die Einwirkung verschiedener Tageslänge bei verschiedener Temperatur (ROBERTS & STRUCKMEYER 1938, 1939) systematisch untersucht und dabei festgestellt, dass für die Blütenbildung nicht nur die Tageslänge, sondern auch die Temperatur bedingend ist (vgl. auch LANG 1941, KOPETZ 1941, HARDER, BODE & VON WITSCH 1942). Als Beispiel kann angeführt werden, dass der gewöhnliche Weihnachtskaktus seine Blütenknospen bei der Kombination Kurztag und mittelwarm, sowie mehr ausnahmsweise bei der Kombination Kurztag und kalt bildet, während alle anderen Kombinationen zwischen kalt, mittelwarm und warm sowie Kurztag, mittellanger Tag und Langtag in dieser Hinsicht resultatlos sind. Die Bedeutung der Temperatur dürfte wenigstens zum Teil sich dadurch erklären, dass sie »einen wesentlichen Einfluss auf die Blühstoffentwicklung auszuüben scheint« (ULRICH 1939). ROBERTS & STRUCKMEYER (1939) erhielten in anderen Fällen den günstigsten Effekt durch Änderung der Tageslänge bzw. der Temperatur nach einer gewissen Zeit. Es wurde ferner gezeigt, dass auch ein

Faktor wie der verfügbare Stickstoff für die Reaktion der Pflanzen auf verschiedene Tageslänge von Bedeutung sein kann (VON DENFFER 1940).

Es ist damit erwiesen, dass die Tageslänge sich von den übrigen Umweltfaktoren nicht in der Weise unterscheidet, dass sie eine spezifische Wirkung beim Zustandekommen des Blühens haben kann. Es verhält sich vielmehr so, dass die Wirkung jedes einzelnen Faktors von der Intensität der übrigen im gegebenen Fall einwirkenden Faktoren abhängig ist. Der Effekt eines einzelnen Faktors ist daher variierend und nicht spezifisch. Werden alle übrigen Faktoren konstant gehalten, so kann daher bald der eine, bald der andere Umweltfaktor als »allein bestimmend« erscheinen. Dies hindert natürlich nicht, dass die Rolle verschiedener Faktoren beim Zustandekommen des Blühens sehr verschieden sein kann. Mit Ausnahme von sog. tagneutralen Pflanzen dürfte die Tageslänge gerade in diesem Fall von oft dominierender Bedeutung sein. Da also verschiedene Umweltfaktoren unter verschiedenen Verhältnissen bei der Anlage von Blütenknospen von ausschlaggebender Bedeutung sein können, kann daraus geschlossen werden, dass diese Einflüsse nur eine indirekte Wirkung haben. Sie beeinflussen gewisse innere Vorgänge in der Pflanze — die Konzentration von Kohlenhydraten, die Bildung des Blühhormons usw. — welche in Wirklichkeit die Anlage von Blütenknospen direkt regulieren. Auf entsprechende Weise verhält es sich bezüglich der vegetativen Entwicklung.

### Die Blütezeit verschiedener Kiefernprovenienzen.

Vorstehend wurde von verschiedenzeitigem Blühen bei verschiedenen Provenienzen der Kiefer gesprochen. Damit war das Blühen in verschiedenem Alter und nicht zu verschiedener Jahreszeit gemeint, wie auch aus dem Text zu ersehen ist.

Da Variationen der Tageslänge das Blühen bei krautartigen Gewächsen beeinflussen, und zwar so, dass sie zu früherem oder späterem Blühen im Jahre veranlasst werden können, kann es von Interesse sein, verschiedene Provenienzen der Kiefer auch in dieser Hinsicht zu studieren. In ihren Heimatgebieten blühen beispielsweise die südschwedischen Kiefernprovenienzen im Durchschnitt 3 bis 4 Wochen zeitiger als die nördlichsten (TIRÉN 1927—1942). DENGLER (1932) teilt mit, dass die Kiefern aus Frankreich, Schottland und Russland (Perm) auf deutschen Provenienzflächen ihre Blütenknospen später als die übrigen Provenienzen entwickelten; diese Verspätung wurde jedoch eingeholt, indem nämlich das Blühen praktisch gleichzeitig stattfand. Die Kiefernprovenienzen bei Experimentalfältet verhalten sich in damit übereinstimmender Weise: die nördlichen sind oft in der Entwicklung bedeutend voraus, doch blühen die südlichen Provenienzen im grossen ganzen

gleichzeitig, bisweilen etwas später, bisweilen sogar früher als gewisse Individuen der nordskandinavischen Kiefernprovenienzen.

Dieses gleichzeitige Blühen erklärt sich dadurch, dass die Blüten der Kiefer im Jahre vor dem Blühen angelegt werden. Dies geschieht unter Einwirkung von immer kürzer werdenden Tagen im Spätsommer und Herbst. Diese Zeit ist es also, während welcher die Tageslänge ihren Einfluss auf verschiedene Provenienzen in verschiedenem Grade ausübt. Die Folge davon sind die Unterschiede im Blühen, die im nächsten Jahre in Erscheinung treten. Im Frühjahr findet unter Einwirkung von zunehmender Wärme und Tageslänge nur eine *Streckung* und *Entfaltung* der bereits vorhandenen Blütenanlagen statt; zu gleicher Zeit ist das vegetative Wachstum in vollem Gange. Sofern die Tageslänge diesen Vorgang beeinflusst, dürfte vielleicht ihre Wirkung in der schnelleren Entwicklung der Blütenanlagen der südlichen Provenienzen zu spüren sein.

Obwohl die nördlichen Provenienzen inbezug auf das vegetative Wachstum den südlichen in der Entwicklung während des Frühjahrs bedeutend voraus sind (LANGLET 1936, Tab. 29 und Fig. 24), blühen alle Provenienzen an ein und demselben Ort praktisch gleichzeitig. Dies erleichtert in hohem Grade die Ausführung von Wechselbestäubung, gleichgültig ob diese mit dem Wind oder mit der Hand geschieht. Sowohl die nördlichsten als auch die südlicheren Provenienzen haben nach freier Windbestäubung von benachbarten spontanen Bäumen her völlig keimfähigen Samen geliefert. Dies betrifft sowohl die Flächen in der Staatsforst Ramningshult als solche im Versuchsrevier Tönnersjöheden und bei Experimentalfältet.

### Übersicht über die Bedeutung der endogenen Rhythmik für die Entwicklung der Kiefer und verschiedener Kiefernprovenienzen.

Kiefern von einer gewissen geographischen Herkunft haben sich durch Selektion im Laufe der Zeit den herrschenden Umweltverhältnissen angepasst, und zwar insofern, als der endogene Jahres- und Tagesrhythmus der Bäume mit wechselnden Jahreszeiten des Heimatorts sowie dem Wechsel zwischen Tag und Nacht harmoniert.

Mit dem Anstieg der Temperatur im Frühjahr hört die Winterruhe auf. Unter dem Einfluss weiterer Wärmesteigerung beginnen die Triebe und Nadeln zu wachsen. Das intensivste Wachstum findet in verschiedenen Teilen von Schweden im Mai—Juni—Juli statt, wobei die Wachstumsintensität vor allem von der Temperatur (ROMELL 1925, vgl. auch DENGLER 1913 b), aber auch von der Niederschlagsmenge (MORK 1941) abhängig zu sein scheint. Der Umfang des Höhenwachstums ist dabei in der Hauptsache bereits durch die Klimaverhältnisse vor und während der Zeit der Knospenanlage im vor-

*hergehenden* Jahre bestimmt (HESSELMAN 1904, CIESLAR 1907, LAITAKARI 1920). Das Durchmesserwachstum ist dagegen durch die Temperatur des *laufenden* Sommers bedingt (HESSELMAN 1904, WALLÉN 1917, ROMELL 1925); es fährt im Nachsommer weiter fort, bis die Temperatur sinkt und die Tage kurz werden. Während des Nachsommers mit seinen immer kürzeren Tagen werden die Knospen des nächsten Jahres, sowohl die Zweig- als die Blütenknospen, angelegt. Ausschlaggebend für die Ausbildung der Knospen sind hierbei, wie eben erwähnt, die Klimaverhältnisse, nämlich die Temperatur vor und während dieser Periode. Mit dem Herbst und dem Eintritt des Winters erfolgt die Mobilisierung der Kälteresistenz — Abnahme des Wassergehalts, Zunahme des Zuckergehalts u. a. m., Winterfärbung (LANGLET 1934 a, 1936). Sowohl die Tageslänge als die Temperaturverhältnisse (auch der Temperaturwechsel) sind hierbei von Bedeutung. Dieser Zustand wird im Frühjahr durch eine erneute Aktivität abgelöst, wobei der Gehalt an Zucker usw. abnimmt und die Winterfärbung zur Zeit des beginnenden Zuwachses, bei Experimentalfärbung gewöhnlicherweise Ende April — Anfang Mai, verschwindet.

Bezüglich der Pflanzen, deren Wachstum während der längsten Tage der gemässigten Zone sein Optimum hat, teilen GARNER und ALLARD (1923) mit, dass eine Verkürzung der Tageslänge eine Serie von verschiedenen Reaktionen nach sich zieht, die sich auf Blühen, Fruchten, Verzweigung, Eintritt in die Winterruhe — alles typische Erscheinungen der jährlichen Periodizität — beziehen. Sinkt die Tageslänge unter das Optimum für das vegetative Wachstum, so neigt die Pflanze mehr oder weniger zur Bildung von Blüten. Es scheint eine optimale Tageslänge für das Wachstum, eine andere für das Blühen vorhanden zu sein. Bei intermediärer Tageslänge treten Wachstum und Blühen gleichzeitig oder abwechselnd ein. Wird der Tag noch mehr, bis unter das Optimum auch für das Blühen, verkürzt, so erfolgt eine noch stärkere Reduktion des Wachstums.

Diese Beschreibung scheint mir in wesentlichen Zügen auch für die Kiefer charakteristisch zu sein. Sie scheint nämlich nördlich von dem Breitengrad spontan zu wachsen, der das Optimum für Blühen in jungen Jahren bietet. Zwar scheint sie auch nördlich von dem Breitengrad zu wachsen, der das grösste Wachstum wenigstens in den ersten Jahren (vgl. Fig. 2) gestattet, doch dürfte für die Ausbreitung in nördlicher Richtung vor allem die Winterresistenz ausschlaggebend sein, die bei einem gewissen Breitengrad mit dem gegebenen Photoperiodismus der Pflanzen erreicht werden kann (MOSCHKOV 1935). Die Winterresistenz kommt durch den Trockensubstanzgehalt der Nadeln im Herbst zum Ausdruck; es zeigte sich aber, dass dieser Wert *sowohl* von der geographischen Breite *als* von der Dauer der Vegetationsperiode abhängig ist (LANGLET 1936). Man kann also nicht erwarten, Kiefern einer bestimmten Provenienz nördlich von dem Breitengrad zu finden, der bei einer gewissen

Dauer der Vegetationsperiode das Erreichen der erforderlichen Winterrezistenz gestattet (vgl. Fig. 1). Der Photoperiodismus der erwachsenen Bäume spielt selbstverständlich auch eine Rolle, und es ist möglich, wenn nicht wahrscheinlich, dass ihre Reaktionsnorm sich seit dem Pflanzenstadium geändert hat. Wird die Kiefer südwärts oder nordwärts verpflanzt, so gerät sie mehr oder weniger in Disharmonie mit dem Jahres- und Tagesrhythmus des Wuchsortes.

Eine Verpflanzung in südlicher Richtung — nach den Orten mit kürzeren Sommertagen und gleichzeitig längeren und wärmeren Sommern — bringt ein zeitiger beginnendes Wachstum von Trieben und Blütenknospen mit sich. Die auch während des hellsten Monats kürzeren Tage scheinen die Entwicklung der Blütenknospen etwas zu bremsen, so dass sie nicht früher ausschlagen, als dies am Wuchsort normalerweise der Fall ist. Das vegetative Wachstum wird danach unter dem Einfluss der kürzeren Tage des Sommers zeitiger als normal abgeschlossen. Sowohl die vegetativen Knospen als Blütenanlagen können daher unter günstigen Temperaturverhältnissen gebildet werden. Die Kiefer erhält einen anormal langen und warmen Herbst für das »Reifen« der Triebe. Eine proleptische Entwicklung der für das folgende Jahr bestimmten Triebknospen in demselben Herbst wird aber in der Regel, wahrscheinlich durch den herrschenden Kurztag, verhindert. Jedenfalls wird das Wachstum solcher Extrajahrestriebe bald zum Stillstand gebracht.

Eine Verpflanzung nordwärts — in Gebiete mit längeren Sommertagen und gleichzeitig kürzeren und kälteren Sommern — bewirkt eine Verspätung des Wachstumsbeginns, sowohl für Triebe als für Blütenknospen. Wahrscheinlich wirken jedoch die langen Tage auf die Entwicklung der Blütenknospen beschleunigend, denn sie entfalten sich ungefähr gleichzeitig mit den Blüten der auf dem Wuchsort natürlich entstandenen Bäume. Infolge der relativ kühlen Tage geht das Wachstum recht langsam vor sich und wird erst abgeschlossen, wenn die Temperatur sinkt und die Tage so kurz werden, dass das Wachstum aufhört. Während der Periode, da die Knospen angelegt werden, sind die Verhältnisse in jeder Hinsicht schlechter: die Zeit ist vorgeschritten, die Temperatur niedriger, die Sonnentage weniger häufig. Dadurch erfolgt aber eine gewisse Regelung des Wachstums des nächsten Jahres, das verhältnismässig gering wird. Die Zeit für das Erlangen der Winterbereitschaft wird indessen knapp, die Triebe erreichen nicht die erforderliche »Reife«, was eine Gefahr für Schneebruch und Frostschäden, vornehmlich im Herbst, nach sich zieht.

Es ist leicht zu verstehen, dass, wenn die Blütenknospen der südlichen Provenienzen bei kürzerem Tag als jene der nördlichen angelegt werden, die Verhältnisse nach der Verpflanzung nordwärts diese beeinträchtigen. Auch wenn die Blüten bei gleicher Tageslänge angelegt würden, würde dies

bei den südlichen Provenienzen im Verhältnis zur Jahreszeittemperatur relativ spät, bei den nördlichen Provenienzen relativ früh geschehen. Dies würde denselben Unterschied zwischen südlichen und nördlichen Provenienzen inbezug auf die Anlegung von Blütenknospen bedeuten, den MOSCHKOV (vgl. S. 303 oben) bezüglich der Winterbereitschaft angegeben hat: die Zeit ist zu weit vorgeschritten und die Temperatur für die nordwärts verpflanzten südlichen Provenienzen zu niedrig, während die südwärts verpflanzten nördlichen Provenienzen längere Zeit und höhere Temperatur als normal zur Verfügung haben.

Aus dem Vorstehenden dürfte hervorgehen, dass die Harmonie zwischen der endogenen Rhythmik der Kiefer und der Rhythmik der Umwelt eine notwendige Voraussetzung für eine harmonische Entwicklung ist. Dies gilt sowohl für Tagesrhythmik als für Jahresrhythmik. Den Ausdruck für die erstere finden wir in der Bedeutung der geographischen Breite, für die letztere in der Bedeutung der Dauer der Vegetationsperiode. Sofern die Unterschiede zwischen verschiedenen Provenienzen mit verschiedenem Photoperiodismus verbunden sind, d. h. sofern sie dem Wachstum unter verschiedenen Breitengraden angepasst

sind, ist es einleuchtend, dass die physiologische Variabilität zwischen verschiedenen Provenienzen kontinuierlich erscheint. Auch die Anpassung an die Länge der Vegetationsperiode wird natürlich gleitend, wenn auch nicht gleich streng regelmässig wie die Anpassung an den Breitengrad.

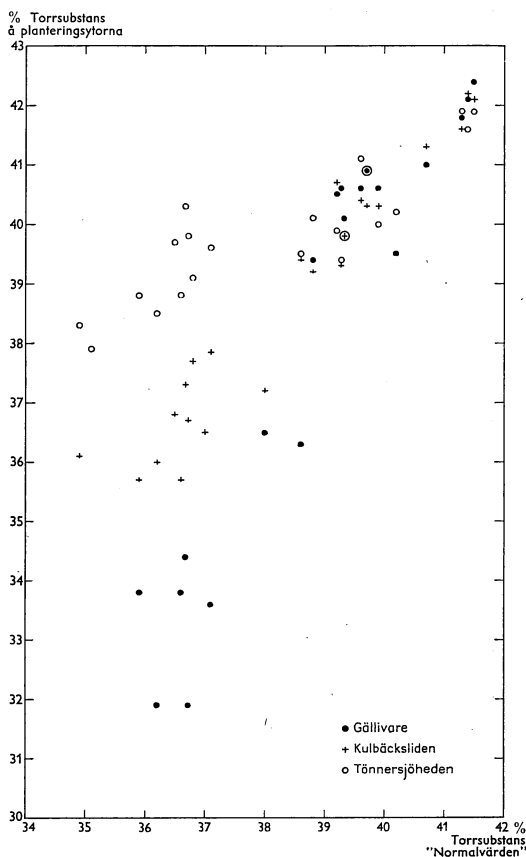


Fig. 1. Trockensubstanzgehalt (30–43 % des Frischgewichts) einjähriger Nadeln von Kiefern verschiedener Provenienz auf Pflanzungsflächen in verschiedenen Teilen Schwedens, verglichen mit den bei Experimentalfältet erhaltenen Trockensubstanzgehaltswerten (34–42%). Nach LANGLET (1936 Fig. 4).

Torrsubstanshalten i årsbarr av tall av olika proveniens å planteringsytorna i olika delar av Sverige, i jämförelse med de värden å torrsubstanshalt, som erhållits vid Experimentalfältet.

Damit soll aber nicht behauptet werden, dass alle die eingangs aufgezählten Unterschiede zwischen verschiedenen Provenienzen immer nur kontinuierlich variieren oder ausschliesslich durch die Tages- bzw. Jahresrhythmik bedingt sind, oder dass sie nur als Unterschiede zwischen verschiedenen Provenienzen auftreten.

Nach der von GARNER und ALLARD gegebenen Definition muss die Kiefer, als Art betrachtet, als eine Langtagpflanze angesehen werden: ihre Blüten werden nämlich bei einer Tageslänge von über 12 Stunden angelegt. Das Verbreitungsgebiet der Kiefer erstreckt sich nördlich vom 35. Breitengrad aus, der in gewissem Grade eine Grenze für die Ausbreitung der Kurztag — bzw. Langtagpflanzen zu sein scheint (ULRICH 1939). Nach BÜNNING (1939) muss die Kiefer jedoch zu den Kurztagpflanzen gerechnet werden, da sie bei abgekürztem Tag zeitiger zu blühen scheint. Nördliche Provenienzen, die bei längerem Tag blühen, wären dann in weniger ausgeprägtem Grade Kurztagpflanzen als die südlichen Provenienzen. Sieht man von den für das Blühen optimalen Bedingungen ab, kann man die nördlicheren Provenienzen als relative Langtagpflanzen im Verhältnis zu einem bestimmten Breitengrade betrachten, da sie bei längerem Tag blühen. Die südlicheren Provenienzen sind dann relative Kurztagpflanzen, die bei kürzerem Tag blühen. Ausschlaggebend ist jedoch die Tageslänge beim *Anlegen* der Blütenknospen und nicht beim Blühen. Es muss in diesem Zusammenhang hervorgehoben werden, dass die Terminologie sich auf krautartige Gewächse bezieht, die in demselben Jahre blühen, wo die Blütenknospen angelegt werden.

Die vegetative Entwicklung von verschiedenen Kiefernprovenienzen ist in grösserem Umfang nur in bezug auf junge Pflanzen untersucht worden und wird in Fig. 2 mit Rücksicht auf die Pflanzenhöhe wiedergegeben. Der Trockensubstanz darf dabei als Mass sowohl für die Lage des Herkunftsortes ( $x$ ) als für die des Kulturplatzes ( $y$ ) dienen, d. h. eigentlich als Mass für den physiologischen Zustand der Pflanzen im Herbst bei Experimentalfäلتet, die von verschiedenen Heimatorten bzw. von verschiedenen Kulturplätzen stammen. Die Trockensubstanzwerte sind sämtliche mit Hilfe der oben (S. 297) angeführten Formel ermittelt worden. Der Trockensubstanzgehalt ist im vorliegenden Fall als zu höchstens  $\frac{3}{5}$  durch den Breitengrad und zu mindestens  $\frac{2}{5}$  durch die Dauer der Vegetationsperiode (sowie eventuell durch andere Faktoren) bedingt zu betrachten (vgl. oben S. 298). Auch in bezug auf die Pflanzenhöhe kann die Kiefer nach Fig. 2 als relative Kurztagpflanze betrachtet werden. Sie erreicht nämlich grössere Höhe südlich von ihrem Heimatort. Die Voraussetzung hierbei ist aber, dass dieser Umstand eine Folge der geänderten Tageslänge ist; er kann indessen auch das Resultat der Verlängerung der Vegetationsperiode allein und des damit verbundenen wärmeren Sommers



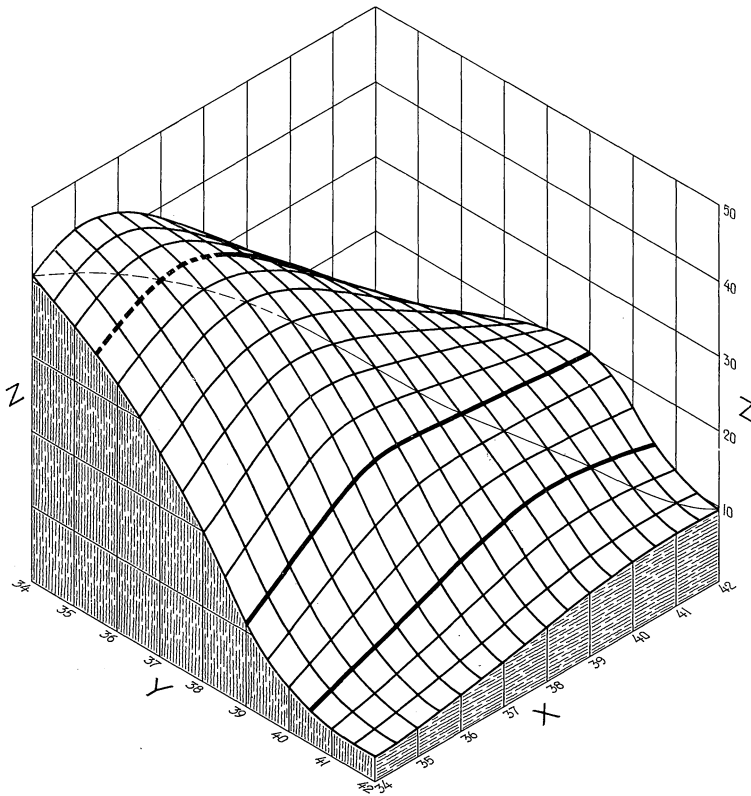


Fig. 2. Höhe 6-jähriger Kiefernpflanzen.

$x$  = Trockensubstanzgehalt der Kiefernprovenienzen bei Experimentalfältet, nach Formel S. 297.

$y$  = Trockensubstanzgehalt, der nach derselben Formel als für die Heimatprovenienz des Pflanzungsplatzes bezeichnend angesehen werden kann.

$z$  = Pflanzenhöhe in cm.

Der feine, über die Figur in diagonalen Richtung verlaufende Linie gibt die berechnete Pflanzenhöhe für jede Provenienz in ihrer Heimat an.

Vgl. übrigens LANGLET (1936 Fig. 37).

Höjden av 6-åriga tallplantor.

$x$  = tallproveniensenas torrsustanshalt vid Experimentalfältet enligt formeln sid. 297.

$y$  = den torrsustanshalt, som enligt samma formel kan beräknas kända kulturplatsens hemmaproveniensen.

$z$  = planthöjden i cm.

Den fina linje, som löper diagonalt över figuren, utmärker den beräknade planthöjden av var enskild proveniens å dess hemort.

Jfr i övrigt LANGLET (1936 fig. 37).

sein. Bei weiteren Verpflanzungen südwärts wiederum wird das Wachstum geringer; dasselbe ist in noch höherem Masse bei Verpflanzung in nördlicher Richtung der Fall. Hier gilt mithin dasselbe, was vorstehend über das Blühen gesagt wurde: die photoperiodische Einstellung der Kiefer variiert mit dem Breitengrad und muss daher stets in Beziehung zu diesem betrachtet werden.

### Zusammenfassung.

Die Möglichkeit, dass verschieden sich entwickelnde Provenienzen der Kiefer in verschiedenem Masse von verschiedener Tageslänge beeinflusst werden, d. h. verschiedene photoperiodische Einstellung besitzen, wurde früher vom Verfasser (LANGLET 1938, S. 255), sowie von BÜNNING (1939) und SYLVÉN (1940) hervorgehoben. Dieses Problem ist hier auf Grund teils früher veröffentlichten, teils vorstehend vorgelegten, neuen Materials näher erörtert worden.

Bezüglich des physiologischen Zustands der Kiefernpflanzen im Herbst wurde früher gezeigt, dass dieser, sofern er durch den Trockensubstanzgehalt der Pflanzen ausgedrückt wird, von dem Breitengrad und der Dauer der Vegetationsperiode am Heimatort der Pflanzen abhängig ist (LANGLET 1936).

Eine jetzt ausgeführte Berechnung auf Grund des genannten Materials ergab, dass höchstens  $\frac{3}{5}$  des Einflusses auf den Breitengrad entfällt, während der Rest der Dauer der Vegetationsperiode (sowie eventuell auch anderen Faktoren) zuzuschreiben sein dürfte.

Der Einfluss des Breitengrades ist, sofern darin nicht andere Klimafaktoren mit einbegriffen sind, auf die Einwirkung von verschieden langem Tag bzw. verschieden langer Nacht auf die Pflanzen zurückzuführen. Ihr endogener Tagesrhythmus in Beziehung zu der durch den Breitengrad bedingten Länge des Tages und ihr endogener Jahresrhythmus in Beziehung zu der Dauer der Vegetationsperiode, als Ausdruck für den Jahreszeitenwechsel, beeinflusst die Entwicklung der Pflanzen.

Angaben werden mitgeteilt, die darauf hindeuten, dass der Breitengrad des Wuchsortes und die photoperiodische Einstellung des Pflanzenmaterials ihren Einfluss auf den Zeitpunkt des beginnenden Blühens der Kiefer ausüben. Nördliche, südwärts verpflanzte Kiefernprovenienzen erzeugen weibliche Blüten auffallend zeitig. Südliche, nordwärts verpflanzte Kiefernprovenienzen werden in der Erzeugung von weiblichen Blüten sichtlich gehindert.

Verschiedene neue Untersuchungen, deren Ergebnisse zeigen, dass auch das Blühen bei verschiedenen Pflanzenarten nicht nur von der Tageslänge, sondern auch u. a. von der Temperatur bestimmt wird, werden angeführt. Dies dürfte indessen bereits aus dem Umstand folgen, dass der endogene Rhythmus mit der Temperatur sich ändert (BÜNNING 1931).

Zu den eingangs der Arbeit aufgezählten Unterschieden zwischen Kiefern verschiedener Provenienz kann bezüglich nördlicher Provenienzen im Vergleich mit den südlichen noch hinzugefügt werden:

*auf grössere Tageslänge eingestellte Photoperiodizität.*

In gleicher Weise dürften sich nördliche »geographische Rassen« und klimatische Ökotypen anderer Holzarten und sonstiger Pflanzen verhalten.

## Angeführte Literatur.

- AUSTIN, L., 1933. Science seeks new trees for the forests of the future. — Institute of Forest Genetics, Placerville, California, 1933.
- BALDWIN, H. I., 1934. Some physiological effects of girdling northern hardwoods. — Bulletin of the Torrey Botanical Club, 61: 5.
- BJÖRCKMAN, E., 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. — *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 6: 2.
- BOGDANOFF, P. L., 1931. Ueber Photoperiodismus bei den Holzarten. Vorläufige Mitteilung (Resümee.) — Mitteilungen des Staatsinstituts für wissenschaftliche Forschung auf dem Gebiet der Forstwissenschaft und Holzindustrie, 1931: 10.
- BORGSTRÖM, G., 1935. Långdags- och kortdagsväxter. En översikt av fotoperiodismens nuvarande läge. — *Nordisk Jordbruksforskning*, 17—18.
- BURGER, H., 1926. Untersuchungen über das Höhenzuwachs verschiedener Holzarten. — Mitteilungen der schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen, 14.
- 1931. Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse. III. Mitteilung. Die Föhre. — *Ebenda*, 16.
- 1937. Holz, Blattmenge und Zuwachs. III. Mitteilung. Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft. — *Ebenda*, 20.
- BÜNNING, E., 1931. Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. — *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 75.
- 1937. Die endonome Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. — *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 54.
- 1939. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 2. Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. — Berlin 1939.
- CAJLACHJAN, M. CH., 1938. Motion of blossom hormone in girdles and grafted plants. — *Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'Urss*, 18: 8.
- CIESLAR, A., 1899. Neues aus dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl. — *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 25.
- 1907. Einige Beziehungen zwischen Holzzuwachs und Witterung. — *Ebenda*, 33.
- VON DENFFER, D., 1940. Über die Wechselbeziehungen zwischen Stickstoffbedürfnis und photoperiodischer Reaktion bei einigen Lang- und Kurztagpflanzen. — *Planta*, 31: 3.
- DENGLER, A., 1932. Künstliche Bestäubungsversuche an Kiefer. — *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 64: 9.
- ENGLER, A., 1913 a. Untersuchungen über den Blattaussbruch und das sonstige Verhalten von Schatten- und Lichtpflanzen der Buche und einiger anderer Laubhölzer. — Mitteilungen der schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen, 10.
- 1913 b. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Zweite Mitteilung. — *Ebenda*.
- FLURY, PH., 1927. Zur Frage der Samenprovenienz. — *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 78.
- GARNER, W. W. & H. A. ALLARD, 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. — *Journal of Agricultural Research*, 18: 11.
- & — 1923. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. — *Ebenda*, 23: 11.
- GEVORKIANTZ, S. R. & E. I. ROE, 1935. Photoperiodism in forestry. — *Journal of Forestry*, 33: 6.
- HARDER, R., O. BODE & H. VON WITSCH, 1942. Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter von *Kalanchoe Blossfeldiana*. — *Flora*, 36.

- HARDER, R. & H. VON WITSCH, 1940. Über die Bedeutung des Alters für die photoperiodische Reaktion von *Kalanchoe Blossfeldiana*. — *Planta*, 31.
- & — 1941. Wirkungen von Photoperiodismus und Yarrowisation auf die Blütenbildung von *Kalanchoe Blossfeldiana*. — *Die Gartenbauwissenschaft*, 15.
- & — 1942. Weitere Untersuchungen über die Veränderung der photoperiodischen Reaktion von *Kalanchoe Blossfeldiana* mit zunehmendem Alter der Pflanzen. — *Planta*, 32.
- HARTIG, TH., 1851. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. — Berlin 1851.
- HESSELMAN, H., 1904. Om tallens höjdtillväxt och skottbildning somrarna 1900—1903. — Meddelande från Statens skogsförsöksanstalt, 1.
- JENSEN, H., 1941. En ny metod för framställning av »knoppmutationer» genom colchicininjektion. — *Lustgården* 1941.
- 1942. Nya vägar för produktion av högklassigt skogsträdsfrö. — *Skogen*, 29: 5.
- JESTER, R. J. & KRAMER, P. J., 1939. The effect of length of day on the height growth of certain forest tree seedlings. — *Journal of Forestry*, 37: 10.
- KALELA, A., 1938. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 24: 5.
- KANZOW, H., 1937. Die Douglasie, Aufstellung einer Ertragstafel auf Grund der Ergebnisse der Preussischen Probestflächen und Auswertung von Provenienzversuchen. — *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 69.
- KLEBS, G., 1914. Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. — Heidelberg, Akademie der Wissenschaften, Abhandlungen, Math.-Naturw. Klasse.
- KOPETZ, L. M., 1941. Die praktischen Auswirkungen bisheriger photoperiodischer Untersuchungen bei Gemüse. — *Die Gartenbauwissenschaft*, 16: 2.
- LAITAKARI, E., 1920. Untersuchungen über die Einwirkung der Witterungsverhältnisse auf Längen- und Dickenwachstum der Kiefer (*Pinus silvestris*). — *Acta Forestalia Fennica*, 17.
- LANG, A., 1941. Über die Bedeutung von Licht und Dunkelheit in der photoperiodischen Reaktion von Langtagpflanzen. — *Biologisches Zentralblatt*, 61.
- LANGLET, O., 1929. Die Entwicklung der Provenienzfrage in Schweden. — *Verhandlungen des Internationalen Kongresses forstlicher Versuchsanstalten*, Stockholm 1929. Stockholm 1930.
- 1934 a. Om variationen hos tallen (*Pinus silvestris* L.) och dess samband med klimatet (Über die Variation der Kiefer [*Pinus silvestris* L.] und deren Zusammenhang mit dem Klima). — *Svenska skogsvårdsföreningens tidskrift*, 32.
- 1934 b. Proveniensfrågan i ny belysning. — *Skogen*, 21.
- 1935. Till frågan om sambandet mellan temperatur och växtgränser. (Über den Zusammenhang zwischen Temperatur und Verbreitungsgrenzen von Pflanzen). — *Meddelanden från Statens skogsförsöksanstalt*, 28: 3.
- 1936. Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimatet. Ett bidrag till kännedomen om tallens ekotyper (Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. Beiträge zur Kenntnis der Ökotypen von *Pinus silvestris* L.). — *Ebenda*, 29: 4.
- 1938. Proveniensförsök med olika trädslag. Översikt och diskussion av hittills erhållna resultat (Provenienzversuche mit verschiedenen Holzarten. Eine Zusammenfassung und Diskussion der bisherigen Ergebnisse). — *Svenska skogsvårdsföreningens tidskrift*, 36: 1—2.
- 1942. Några iakttagelser över vinterfärgningen hos tall, *Pinus silvestris* L. (Einige Beobachtungen über die Winterfärbung bei der gemeinen Kiefer, *Pinus silvestris* L.). — *Svensk botanisk tidskrift*, 36: 2—3.
- LANTÉLMÉ, W., 1933. Künstliche Herbeiführung von Fruchtbildung an Waldbäumen. — *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 65: 7.
- LINDENBEIN, W., 1939. Über die Bedeutung der Tageszeit bei zusätzlichen Kunstlichtgaben im Winter. — *Die Gartenbauwissenschaft*, 13.
- MORK, E., 1941. Om sambandet mellan temperatur og vekst. Undersøgelser av de daglige variasjoner i granens høydeltvekst (Über den Zusammenhang zwischen Temperatur und Wachstum. Untersuchungen der täglichen Variationen des Höhenzuwachses bei Fichten). — *Meddelelser fra Det norske Skogsforsøksvesen*, 8: 1 (nr. 27).
- MOSCHOV, B. S., 1935. Photoperiodismus und Frosthärte ausdauernder Gewächse. — *Planta*, 23.

- PETRINI, S., 1942. De internationella tallproveniensförsöken av år 1907. Den svenska försöksyteserien på Håsselby kronopark (Die internationalen Kiefernprovenienzversuche vom Jahre 1907. Die schwedische Versuchsflächenreihe im Staatspark von Håsselby). — Meddelanden från Statens skogsförsöksanstalt, 33: 3.
- PHILLIPS, J. E., 1941. Effect of day length on dormancy in tree seedlings. — *Journal of Forestry*, 39.
- ROBERTS, R. H. & STRUCKMEYER, B. E., 1938. The effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of some higher plants. — *Journal of Agricultural Research*, 56.
- & — 1939. Further studies of the effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plants. — Ebenda, 59.
- ROMELL, L.-G., 1925. Växttidsundersökningar å tall och gran (Recherches sur la marche de l'accroissement chez le pin et l'épicéa durant la période de végétation). — Meddelanden från Statens skogsförsöksanstalt, 22.
- ROSS, H., 1942. Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. II. Über das photoperiodische Verhalten von *Epilobium hirsutum*, dem Typus einer Pflanze mit winterlicher Rosettenbildung. — *Planta*, 32.
- RUBINSTEIN, E., 1924. Beziehungen zwischen dem Klima und dem Pflanzenreiche. — *Meteorologische Zeitschrift*, 41.
- SCHMIDT, W., 1930. Forstliche Pflanzenzüchtung. — *Der Züchter*, 2.
- SYLVÉN, N., 1908. Om könsfördelningen hos tallen. — Meddelanden från Statens skogsförsöksanstalt, 5.
- 1916. De svenska skogsträden. I. Barrträden. — Stockholm 1916.
- 1940. Lång- och kortdagsväxter av de svenska skogsträden (Longday and shortday types of Swedish trees). — Meddelanden från Föreningen för växtförädling av skogsträd, *Svensk Papperstidning*, 43.
- 1941. Årsberättelse över Föreningens för växtförädling av skogsträd verksamhet under år 1940. — Ebenda, 44.
- TIRÉN, L., 1927—1942. Skogsträdens frösättning under år 1927... 1942. — (Statens skogsförsöksanstalts) Flygblad nr 37, 39—48, 50—54.
- TOURNOIS, M. J., 1912. Influence de la lumière sur la floraison du *Houblon japonais* et du *Chauvre*. — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 155.
- TURESSON, G., 1922 a. The species and the variety as ecological units. — *Hereditas*, 3.
- 1922 b. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Ebenda, 3.
- 1930. The selective effect of climate upon the plant species. — Ebenda, 14.
- ULLRICH, H., 1939. Photoperiodismus und Blühhormone. — *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 57.
- WABRA, A., 1935. Erzwingung der Fruchtbarkeit und Mast an Waldbäumen. — *Wiener Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung*, 53: 11.
- WALLÉN, A., 1917. Om temperaturs och nederbördens inverkan på granens och tallens höjd- och radietillväxt å Stannäs kronopark 1890—1914. — Skogshögskolans festskrift, Stockholm 1917.
- VON WETTSTEIN, W. & DAUBINET, CH., 1941. Luxurierende Kreuzungen bei *Pinus silvestris* und die Grundlagen für ihre Durchführung. — *Der Züchter*, 13: 9.
- WIBECK, E., 1912. Tall och gran av sydlig härkomst i Sverige (Über das Verhalten der Kiefern und Fichten von ausländischem, besonders deutschem Saatgut in Schweden). — Meddelanden från Statens skogsförsöksanstalt, 9.
- ÖRTENBLAD, TH., 1888. Om den högnordiska tallformen *Pinus silvestris* L. *β lapponica* (Fr) Hn. — Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 13: III: 11.

## Sammanfattning.

# FOTOPERIODISM OCH PROVENIENS HOS TALLEN.

Med fotoperiodism avses det förhållandet, att olika daglängd påverkar en växts utveckling på olika sätt. Inverkan av olika daglängd kan göra sig gällande dels beträffande den vegetativa utvecklingen, dels beträffande blomningen. I fråga om blomningen brukar man skilja mellan olika typer, nämligen *långdagsväxter*, som blomma vid en daglängd av mer än 12 timmar, *kortdagsväxter*, som blomma vid 12-timmarsdag eller kortare samt s. k. *daysneutrala* växter, som synas blomma mera oberoende av daglängden.

**Fotoperiodism i fråga om den vegetativa utvecklingen.** Olika tallprovenienser visa, då de växa sida vid sida, karakteristiska skillnader alltefter hemortens läge (jfr LANGLET 1936, 1938 sid. 119), Torrsubstanshalten under höst och vinter är en sådan egenskap, som utmärker plantornas fysiologiska tillstånd under intagandet av vintertillståndet och under detta. Torrsubstanshalten har jag tidigare (1936 kap. 6) visat vara väsentligen beroende av resp. proveniensers hemorters latitud och vegetationsperiodens längd därstädes. En här utförd beräkning, grundad på då publicerade data, har givit vid handen, att därvid latituden synes ha  $\frac{3}{5}$ , vegetationsperiodens längd  $\frac{2}{5}$  av inflytandet på torrsubstanshalten. Av principiell betydelse är främst, att *båda* de nämnda faktorerna utöva inflytande av vikt.

Betydelsen av *vegetationsperiodens längd* ligger i att överensstämmelse fordras mellan denna och plantornas ärvda, inre — endogena — *årsperiodicitet*. Är en växt inställd på längre vegetationsperiod än växtplatsen erbjuder, kan den icke uppnå tillräcklig vinterhärdighet, vilket bland annat visar sig i alltför låg torrsubstanshalt, jfr fig. 1. Betydelsen av vegetationsperiodens längd framgår otvetydigt i sådana fall, där denna period har olika längd samtidigt som breddgraden är densamma. Detta är förhållandet i fråga om de sid. 299 ovan uppräknade trädslagen.

*Breddgraden* har ett inflytande, som väsentligen torde bestå däruti, att *daglängden* är en funktion av densamma (jämte årstiden) samt att överensstämmelse fordras mellan längden på dag och natt samt växtens endogena *dygnsperiodicitet*. Är en växt inställd på kortare sommardagar än de på växtplatsen rådande, kommer den ej att i tid avsluta sin tillväxt och hinna inrätta sig för vintervilan. Betydelsen av daglängden kan vid lika temperaturförhållanden (således även samma vegetationsperiod) demonstreras genom

experiment, varvid daglängden varieras genom beskuggning resp. tillsatsbelysning. Beträffande trädartade växter har detta utförts bl. a. av ryska forskare. I Sverige har SYLVÉN (1940) påvisat olika fotoperiodisk inställning hos asp från södra och norra delen av landet.

**Fotoperiodism i fråga om blomningen.** Olika tallprovenienser blomma nästan samtidigt på våren, men ifråga om åldern vid börjande honblomning ha påfallande skillnader visat sig mellan ungtallar av nordligare och sydligare ursprung i förhållande till växtplatsen, jfr tab. 1, 2 och 3. Förflyttning söderut gynnar synbarligen tidig blomning, medan tvärt om förflyttning mot norr synes förhindra blomning under tidigaste år. Beträffande hanblomningen tyckes förhållandena vara mindre lagbundna.

Daglängdens betydelse för blomningen framgår tydligt vid undersökning av provenienser, vilka växa på ytor, som äro belägna dels nordligare, dels sydligare än resp. hemorter. Sådana provenienser äro i det föreliggande materialet Dalarö, Grimsten, Karlsby och Gyltige, jfr tab. 1 och 2. Beträffande dessa provenienser äro förändringarna i fråga om vegetationsperiodens temperaturförhållanden små.

Genom *strangulering* kan man erhålla icke endast rikare blomning och kottsättning utan även framtinga blomning på ett yngre stadium. Detta gäller både han- och honblomning. I en del fall synes strangulering av grenar ha medfört blomning inom andra delar av kronan. Liknande »fjärrverkan» har JENSEN (1941) erhållit efter colchicin-injektioner i grenar. I andra fall har blomningen på nedtill sittande grenar uppenbarligen stimulerats av att stammen ovanför avbrutits i stranguleringsstället.

Även om daglängden sålunda för blomningens inträdande synes vara av dominerande betydelse, är det icke uteslutet, att även temperaturförhållandena kunna spela viss roll, om än kanske icke lika stor som i fråga om torrsubstanshalten resp. de processer, denna karakteriserar. Det av mig påvisade samspelet mellan breddgrad-daglängd och vegetationsperiod-temperatur — eller med andra ord mellan dygnsperiodicitet och årsperiodicitet — har senare visat sig ha motsvarighet beträffande förutsättningarna för blomning. Icke endast daglängden, utan även den rådande temperaturen har nämligen påvisats vara av betydelse (ROBERTS & STRUCKMEYER 1938, 1939).

Daglängden har därför lika litet som vegetationsperiodens längd eller någon annan miljöfaktor en specifik betydelse för blomningen. Verkan av daglängden är relativ och beroende av övriga verksamma faktorerers intensitet. Dessa påverka samtliga mer eller mindre direkt inre förhållanden i

växten, vilka äro de, som direkt reglera anläggningen av blomknoppar. På motsvarande sätt förhåller det sig i avseende på den vegetativa utvecklingen.

Hållas alia faktorer konstanta med undantag av en enda, t. ex. daglängden, blir denna enda faktor i så fall »avgörande» för uppträdande skillnader. Ett sådant fall får dock icke generaliseras därhän, att ifrågasvarande faktor påstås ensam påverka utvecklingen innan genom andra försök bestyrkts, att övriga möjligen ifrågakommande faktorer under liknande omständigheter sakna betydelse.

Enär tallen blomma, och vad mera är, dess blommor anläggas vid daglängd överskridande 12 timmar, måste den enligt gällande terminologi rubriceras som *långdagsväxt*. Å andra sidan måste den betraktas såsom *relativ kortdagsväxt* i den bemärkelsen, att blomningen synes gynnas av förflyttning söderut, till kortare sommandagar. Även i fråga om plantornas längdtillväxt under de första åren synes förhållandet vara detsamma, i det att en mindre förflyttning söderut medför större planthöjd, medan en större förflyttning söderut i likhet med varje förflyttning norrut från hemorten medför nedsatt höjdtillväxt, jfr fig. 2.

De här framlagda observationerna torde vara de första beträffande blomningens beroende av fotoperiodism hos träd.

Tidigare framlagda data (LANGLET 1936) beträffande samverkan mellan latitud och vegetationsperiodens längd torde likaledes vara det första exemplet på växelverkan mellan daglängdfaktorn och en temperaturfaktor, eller med andra ord mellan dygns- och årsrytmiken.

---